REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 189
Tome 74, n° 3. — Mai 1967

Zur embryonalen Kopfentwicklung von *Crocodylus cataphractus CUV.*

von

Fabiola MÜLLER

Mit 34 Abbildungen und 12 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

2. Teil:

Entwicklung des Neurocraniums

EINLEITUNG

Auf Anregung Herrn Prof. J. KAELINS, meines kurz vor Abschluss dieser Arbeit verstorbenen Lehrers, studierte ich die embryonalen Formänderungen, die zur Enttehung jener Strukturen und Organisationen führen, welche für den Schädel der *Crocodilia* charakteristisch sind. Dabei sollte festgestellt werden, ob die ontogenetischen Differenzierungsprozesse Parallelen zu phylogenetischen Trends darstellen. Als besonders typisch für die Krokodile betrachtet KAELIN die Verlängerung der Schnauze, die Entstehung eines sekundären Gaumens, die rostrocaudade Verschiebung der Choane, die Ausbildung eines knöchernen Ductus nasopharyngeus und die Hebung der Rostrumachse. Ein weiterer Trend realisiert die Verlängerung der Schädelbasis und die Ausbildung eines langen, zum intertympanalen System gehörenden Canalis medialis. Die sehr auffällige und auch nach COLBERT (1946) für die *Crocodilia* charakteristische Differenzierung des intertympanalen Systems führt ausser zur Verlängerung des Canalis medialis zur Ausbildung weiterer Kanal- und Höhlensysteme.

An diesen phylogenetischen Fragen orientiert sich die Arbeit hinsichtlich der Stoffauswahl. Sie behandelt

1. die Ontogenese des Ductus nasopharyngeus und des Mund daches, im besonderen des sekundären Gaumens,
2. die Entwicklung des Hirnschädels.

Die Embryonalentwicklung des intertympanalen Systems wurde zwar studiert, kann jedoch nur in vereinfachender Übersicht dargestellt werden, da der Rahmen der Untersuchung sonst gesprengt würde. Hingegen wird die Hirnschädelentwicklung möglichst ausführlich dargelegt, denn diese Genese ist nur unvollständig bekannt.

Ist schon das Verständnis der embryonalen Formstufen einzig auf dem Weg des Vergleichs mit den später verwirklichten Verhältnissen möglich, so erfordert erst recht das Aufsuchen von Entwicklungsprozessen eine Orientierung an den durch sie in der Adultform erreichten Endzuständen. Der Vergleich mit dem fertig entwickelten Schädel ist deshalb eine methodische Notwendigkeit. Infolgedessen befasst sich jeder der beiden Teile

1. mit der Beschreibung der Gestalteigentümlichkeiten einzelner Stadien auf Grund des Formvergleichs ;
2. mit dem Aufsuchen embryonaler Differenzierungsprozesse auf Grund des Vergleichs verschiedener Stadien ;
3. mit der Feststellung gruppentypischer Gestaltungsprozesse auf Grund des Vergleichs embryonaler und adulter Formzustände.

Abschliessend werden die so gefundenen, von primären zu sekundären Gestaltmerkmalen fortschreitenden ontogenetischen Differenzierungsprozesse den in der Phylogenese realisierten und von Kaelin (1955) hervorgehobenen Trends gegenübergestellt.

Eine derartige Untersuchung wird eventuell umso aufschlussreicher sein, je höher der Organisationsgrad des studierten Objekts im Vergleich zu Vertretern derselben Gattung sich darstellt. Es dürfte deshalb anzunehmen sein, dass das Studium der Ontogenese von *Crocodylus cataphractus* Cuv. als eines nach Kaelin (1933) hochorganisierten Vertreters der rezenten Crocodilia in dieser Hinsicht von günstigen Voraussetzungen ausgeht.

Ich kann meinem dahingegangenen Lehrer nicht mehr selber danken. So mag der hier ausgesprochene Dank dem Leser vom Interesse und der Anteilnahme Herrn Prof. Kälins zeugen. Ich bin ferner Herrn Prof. A. Portmann von Basel für die Beratung auf der letzten Wegstrecke dieser Arbeit von Herzen dankbar.

Material und Technik

Der grösste Teil des embryonalen Materials bestand aus *Crocodylus cataphractus*-Stadien. Sie wurden dem Institut 1963 durch Herrn Prof. J. Godeaux von der Staatsuniversität Elisabethville vermittelt. Herrn Dr. H. Wermuth, Ludwigsburg, danke ich für die Bestimmung der Embryonen. Als Stadium 3 von *Crocodylus niloticus* Laur. standen zwei bereits vorhandene Schnittserien zur Verfügung. Für das Ordnen des Materials bildeten die ausgezeichneten Habitus-Darstellungen von Voeltzkow (1905) die Grundlage. Mit ihrer Hilfe teilte ich die Embryonen nach fortschreitender Gliedmassendifferenzierung ein. Diese Gruppierung hat sich als günstig erwiesen ; die so bestimmten Stadien behielten im Verlauf der Arbeit ihren Platz auch hinsichtlich der Kopf-, Ductus- und Skelettentwicklung.

Voeltzkow berücksichtigt in seiner Stadieneinteilung auch die Entwicklungszeit, indem der Abstand zwischen zwei Stadien eine Woche beträgt. Die eigene Gruppierung vernachlässigt die Zeitdimension im Sinne eines gleichbleibenden Abstandes zwischen zwei Stadien.

Das bearbeitete embryonale Material ist in Tab. 1 zusammengestellt. Neben der eigenen Stadienbezeichnung steht jene nach Voeltzkow. Dort, wo im Verlaufe der Arbeit die eigenen Stadien mit jenen anderer Bearbeiter verglichen werden, benütze ich im Text für beide Vergleichsobjekte die Stadienbezeichnung nach Voeltzkow. Als Kopflänge wurde der Abstand zwischen Schnauzenspitze und Kopfende als Tangente an den Unterrand des Oberkiefers gemessen; als Gliedmassenabstand wird die zwischen der Ansatzmitte der vordern und hintern Extremität liegende Strecke bezeichnet. Für den Vergleich mit adulten Schädeln stand mir folgendes Material zur Verfügung:

TABELLE 1

Übersicht über das embryonale Material und dessen Stadienbezeichnung

Habitus: Gliedmassen- und andere Körpermerkmale	Bezeichn. n. VOELTZKOW	Artname und eigene Stadienbezeichnung	Schnittdicke μ	Kopflänge mm	Extr. abst. mm
Gliedmassenknospen in erster Anlage	53	*Croc. porosus* Schneid. Stadium 1	15	Sch. st. 8,5	
Kopf: Max. fortsätze unvollständig verwachsen	55	*Croc. cataphractus* Cuv. Stadium 2, 3 Exempl.	10	unvollst.	
übernommene Schnittserie	57	*Croc. niloticus* Laur. Stadium 3	30	6,2	
spatelige Gliedmassenanlagen	58	*Croc. cataphractus* Stadium 4	15	7,8	
Paddel-Extremitäten	58	*Croc. porosus* Schneid. Stadium 5	10	8,0	7,6
Kopf	58	*Croc. cataphractus* Cuv. Stadium 6	15	7,9	
Paddelstadium: Knie- und Ellbogengelenk in Entw.	58	*Croc. cataphractus* Cuv. Stadium 6	15	12,5	11
Fuss-Strahlen stärker entwick. als Fingerstrahl.	58	*Croc. cataphractus* Cuv. Stadium 7	15	10,8	10
Finger und Zehen gesondert, noch durch Schwimmhäute verbunden	59	*Croc. cataphractus* Cuv. Stadium 8: 1. quer 2. sagittal	15	 12,7 18,8	 10,7 15
Oberarm und Oberschenkel leicht beschuppt	61	*Croc. cataphractus* Stadium 9	15	15,8	13,3
Beschuppung der bekrallten Strahlen. Extremitätenoberseite pigmentiert. Unterkiefer unpigmentiert	61 62	*Croc. cataphractus* Stadium 10: 1. quer 2. sagittal 3. quer	15	 20,6 20,5 25,5	 15,7 16 22,5
Unterkiefer pigmenpigmentiert Reliefbildung am Ob. kief.	62	*Croc. cataphractus* Stadium 11	20	30	29
Starkes Relief am ganzen Kopf	63	*Croc. cataphractus* Stadium 12: 1. quer 2. sagittal	20	 47 45	 43 45

der Kopf eines sagittal aufgeschnittenen juvenilen *Crocodylus sp.*,

1 juveniler, sagittal längsgeschnittener und 1 adulter Schädel von *Alligator mississip.* Daud.,

2 Schädel von *Crocodylus niloticus*, einer sagittal geteilt,

1 Cranium von *Tomistoma schlegeli* S. Müller, sagittal geteilt,

1 Schädel von *Osteolaemus tetraspis* Cope.

Nach dem Ausmessen und Fotografieren der in Bouin fixierten Embryonen wurden die Köpfe zu Schnittserien verarbeitet. Das in Boraxcarmin nach Grenacher gefärbte Material wurde in Paraffin eingebettet, ältere Stadien, nachdem sie zuvor in 5% Salpetersäure entkalkt worden waren. Vor dem Schneiden wurden die Paraffinblöcke mit einer Richtebene versehen. Wegen ihrer Grösse konnte der Guillotin-Ritzer nach Born (Peter 1906) in der bestehenden Ausführung nicht verwendet werden. Der Ritzer wurde an einem Querbügel befestigt und dieser wie ein Mikrotommesser gehandhabt.

Die in Boraxcarmin gefärbten Schnitte wurden nach dem Entparaffinieren nach Ladewig (1944) mit Säurefuchsin-Goldorange-Anilinblau weiterbehandelt und schliesslich eingebettet. Die meisten dreidimensionalen Rekonstruktionen stellte ich nach der Methode von Peter (1906) in Karton her. Zur Untersuchung des intertympanalen Systems verwendete ich das Glasplattenverfahren.

Die Zeichnungen wurden nach Fotografien hergestellt, soweit es sich nicht um schematische Darstellungen handelt. Ich bin dem Zeichner des Zoologischen Instituts, Herrn Pierre Geinoz, für die sorgfältige Ausführung der Abbildungen sehr dankbar.

1. TEIL

MORPHOGENESE DES DUCTUS NASOPHARYNGEUS UND DES SEKUNDÄREN GAUMENS

EINLEITUNG

Einer der auffallendsten phylogenetischen Trends betrifft die Gaumenbildung und die Entstehung eines *Ductus nasopharyngeus* der Crocodilia. Wie KAELIN (1955) dargelegt hat, stellt er für die Unterscheidung von Mesosuchia und Eusuchia als Subklassen der Crocodilia eines der Hauptkriterien dar.

Die Entstehung des Krokodilgaumens und des Ductus, sowie die Beziehungen zwischen Nasen- und Mundhöhle waren schon Gegenstand verschiedener Untersuchungen. Wegen Mangels an Material und teilweise wegen der Beschränkung auf die makroskopische Methode sind die Arbeiten von VOELTZKOW (1902) und FUCHS (1907) jedoch ergänzungsbedürftig.

Die Crocodilia weisen hinsichtlich der Choanen und der Mundhöhle gegenüber andern Tetrapoden unterschiedliche Verhältnisse auf. Ihre Beschreibung erfordert deshalb eine neue Terminologie. Die an dieser Stelle einer ersten Orientierung dienenden Begriffe werden Seite 209 erklärt. Die Bezeichnungen primär, sekundär und ursprünglich werden immer zur Charakterisierung ontogenetischer Formstufen verwendet.

Als Ductus nasopharyngeus bezeichne ich den Gang, der als indirekte Verbindung von Nasen- und Mund- resp. Rachenhöhle dient.

Unter Choanen verstehe ich ausschliesslich die Mündungen der Nasenhöhlen in die Mundhöhle, resp. in den Pharynx und zwar sowohl die direkten als auch die indirekten vermittels des Ductus nasopharyngeus;

primäre Choanen sind die Mündungen der Nasenhöhle in eine primäre Mundhöhle;

unter sekundären Choanen sind bei *Crocodylus* die Mündungen der *Nasenhöhle* in die sekundäre Mundhöhle zu verstehen;

als tertiäre Choanen werden bei *Crocodylus* die Mündungen des *Ductus nasopharyngeus* in die sekundäre Mundhöhle bezeichnet;

mit ursprünglichen Choanen sind die ontogenetisch frühesten Choanen gemeint. Es handelt sich also um die direkten Mündungen der Nasen- in die Mundhöhle.

Als ursprüngliches Munddach wird die ontogenetisch zuerst gebildete und eventuell nur embryonal vorhandene ventrale Fläche des Neurocraniums bezeichnet. Es zerfällt in zwei Abschnitte: der eine liegt rostral der ursprünglichen Choanen und entsteht durch Verwachsung der Nasenfortsätze; der zweite wird caudal der ursprünglichen Choanen durch Verwachsung der Oberkieferfortsätze des ersten Schlundbogens gebildet.

Der primäre Gaumen ist mit dem ursprünglichen Munddach identisch. Die ventral des ursprünglichen Munddaches liegende Höhle ist die primäre Mundhöhle.

Das definitive Munddach des Embryo stellt die Anlage des im Adultzustand vorhandenen Munddaches dar. Das definitive Munddach der Krokodile und Säuger ist ein sekundärer Gaumen. Der Abschnitt caudal der ursprünglichen Choanen liegt ventral der Dachelemente, die für den definitiven Gaumen niederer Vertebraten typisch sind (Vomer, Parasphenoid). Die Mundhöhle ventral des sekundären Gaumens ist eine sekundäre.

Tabelle 2

Rekonstruktionen der Mund-, Nasen- und Ductushohlräume

Stadium	Region	Vergrösserung
Stadium 3 (57 n. Voeltzkow)	Nasen- und Mundhöhle	$53\frac{1}{3}$ ×
Stadium 4 (58 n. Voeltzkow)	Nasen-, Mundhöhle und Ductus anterior	$53\frac{1}{3}$ ×
Stadium 5 (58 n. Voeltzkow)	Mundhöhle, Ductus anterior und beginnender Ductus posterior	
Stadium 7 (58 n. Voeltzkow)	Nasen- und Mundhöhle, Ductus anterior und posterior	$33\frac{1}{3}$ ×

Die Entstehung des bindegewebigen sekundären Gaumens ist bei *Crocodylus* identisch mit der Genese des häutigen Ductus nasopharyngeus. Die Stadienbeschreibung für die Ductusentwicklung gilt infolgedessen auch für die Entstehung des Gaumens.

Die Hohlräume der entscheidenden Stadien wurden mit Hilfe der Plattenmethode rekonstruiert (Tab. 2).

I. ENTSTEHUNG DES DUCTUS NASOPHARYNGEUS

I. Stadienbeschreibung

1. *Stadium 2* (55 n. Voeltzkow)

In diesem frühen Stadium ist die Mundhöhle erst in Anlage begriffen, denn es ist weder ein geschlossenes Munddach vorhanden, noch sind die Mandibularfortsätze so entwickelt, dass zwischen ihnen und dem ursprünglichen Munddach schon ein abgeschlossener Raum entstanden wäre. Die Oberkieferfortsätze des ersten Schlundbogens sind untereinander verwachsen und bilden den caudalen Abschnitt des Munddaches. Nach rostral sind sie mit den Nasenfortsätzen verschmolzen. Der aus letzteren sich entwickelnde Abschnitt des Munddaches weist noch die beiden durch Einsenkung des Riechepithels entstandenen Riechrinnen auf. Die Mandibularfortsätze sind ungleich ausgebildet. In der weiter entwickelten rechten Kopfhälfte haben sie die Maxillarfortsätze im Bereich der Polknorpel etwas unterwachsen (Abb. 17B). Der dadurch entstehende Raum stellt die erste Anlage für die Pharynxhöhle dar.

Das von Voeltzkow (1902) beschriebene Stadium 56 ist etwas weiter entwickelt. Die Nasenrinnen sind bereits so verwachsen, dass rostral die äusseren Nasenöffnungen, caudal die Choanen entstanden sind. Voeltzkow weist darauf hin, dass der praechoanale Abschnitt des *Crocodylus*-Munddaches ausschliesslich aus dem Material der verwachsenen Nasenfortsätze besteht.

2. *Stadium 3* (57 n. Voeltzkow)

Stadium 3 ist sehr viel weiter entwickelt: das Munddach schliesst mit dem aus den Mandibularfortsätzen des ersten Schlundbogens entstandenen Unterkiefer eine gut abgegrenzte Mundhöhle

ein. Sie ist caudal der Choanen beidseits der Medianen leicht aufgewölbt. Diese Erweiterung nach dorsal bildet die Anlage des Ductus anterior. Die in Abb. 1 wiedergegebene Rekonstruktion

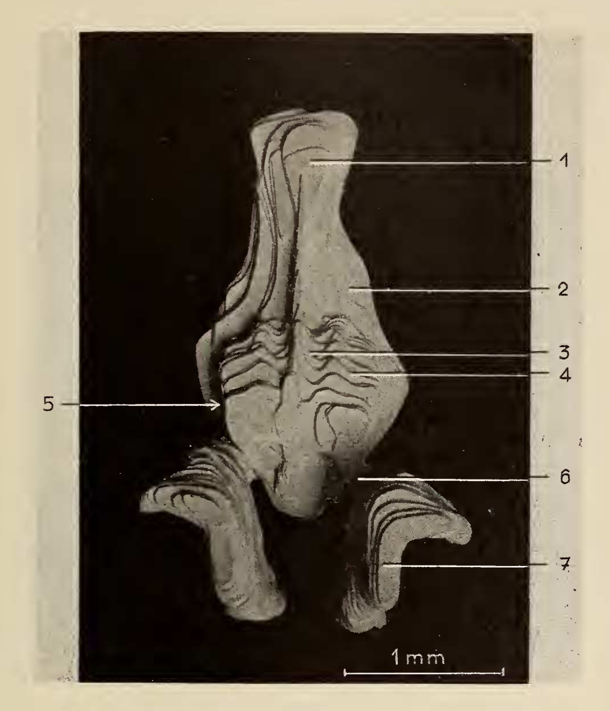


ABB. 1.

Praesumptiver Raum für den Ductus anterior
von *Crocodylus niloticus* Laur., Stadium 3.
Plattenrekonstruktion, im Masstab 53,3: 1 angefertigt.

1. Pharynxbereich.
2. Sekundäre Mundhöhle.
3. Gebiet der dorsalen Weichteilfalte.
4. Praesumptiver Raum für den Ductus anterior.
5. Gebiet der lateralen Weichteilfalte (durch den Schatten der Ductus-Anlage angezeigt).
6. Choane.
7. Nasenhöhle.

stellt Nasen- und Mundhöhle als Innenräume dar. Die sie umschliessenden kompakten Strukturen müssen aus dem Negativ erkannt werden. Beidseits der Medianen sind die Eindrücke zweier von dorsal in die Mundhöhle einwachsender Weichteilfalten zu sehen. Der praesumptive Raum des Ductus anterior ist bereits dadurch etwas gegen die Mundhöhle abgehoben, dass zwei laterale Weichteilfalten ventral von ihm gegen die Mediane wachsen. Die

Abhebung wird in der Abbildung durch den Schatten an der linken Seite angedeutet. Die Nasenhöhlen münden unmittelbar rostral der Ductusanlage in die Mundhöhle.

3. *Stadium 4* (58 n. VOELTZKOW)

Auch über die Raumverhältnisse von Stadium 4 orientiert eine Rekonstruktion. Aus dem für Stadium 3 geschilderten praesump-

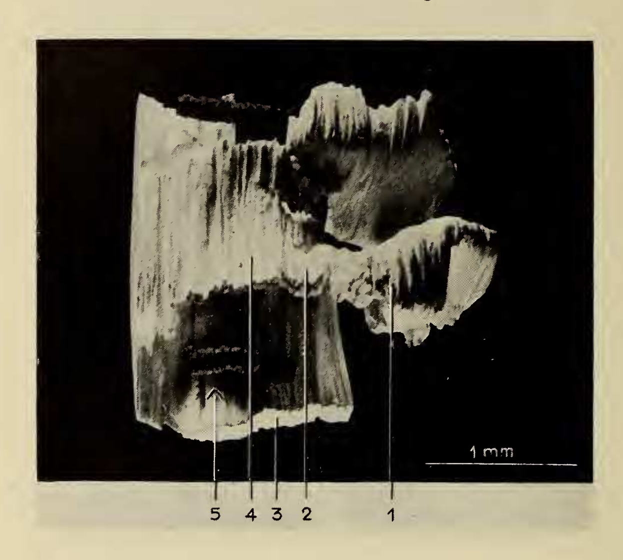


ABB. 2.

Entstehung des Ductus anterior
von *Crocodylus cataphractus* CUV., Stadium 4.
Plattenrekonstruktion, im Masstab 53,5: 1 angefertigt.

1. Nasenhöhle mit Recessus extraconchalis.
2. Ductus anterior.
3. Sekundäre Mundhöhle.
4. Praesumptiver Raum für den Ductus anterior.
5. Negativ der nach medial vorwachsenden Weichteilfalte mit der Anlage des Jugale.

tiven Raum ist ein paariger Ductus nasopharyngeus entstanden (Abb. 2). Er steht nach rostral mit der Nasen-, nach ventral mit der Mundhöhle in Verbindung. Der Ductus nimmt ungefähr das vordere Viertel der Anlage ein. Diese ist durch das mediade Vorwachsen der lateralen Weichteilfalten nun stark von der Mundhöhle abgehoben. Die Falte ist wiederum nicht als solche, sondern aus ihrem Negativ zu erkennen. Unmittelbar caudal des praesumptiven Raumes ist das Munddach noch eben. Die Fortsetzung der Rekon-

struktion wurde in Abb. 4 A schematisch dargestellt; sie zeigt im Pharynxgebiet eine zweite Aufwölbung. Sie liegt im Bereiche des bei *Crocodylus* gut ausgebildeten Canalis cranio-pharyngeus. Überall da, wo das Munddach sich aufwölbt, entsteht zwischen seinen lateralen Teilen eine relativ breite Rinne. Sie wird später geschlossen, indem die seitlichen Munddachteile mediad wachsen. Dadurch wird der Ductus aus dem praesumptiven Raum abgeschnürt und zugleich das definitive Munddach gebildet.

4. *Stadien 5—7*

Die mittels einer Plattenrekonstruktion nachgebildeten Raumverhältnisse von Stadium 5 sind in Abb. 4 B schematisch dargestellt. Das Munddach hat sich nun im gesamten medialen Gebiet aufgewölbt, so dass eine durchgehende Ductusanlage entstanden ist. Rostral des praesumptiven Bezirks ist der nicht abgebildete paarige Ductus anterior entstanden. Die Abschnürung des Nasenrachenganges aus der Mundhöhle beginnt also rostral; entsprechend entwickelt sich auch der Gaumen in rostrocaudaler Richtung.

In Abb. 3 sind Ductus, Ductusanlage und Mundhöhle des Stadiums 7 dargestellt. Der zuletzt entstandene unpaare Ductus schliesst an den rostralen paarigen Nasenrachengang an. Die Ductusanlage ist unten in der Abbildung als dorsade Fortsetzung der Mundhöhle zu sehen. Der caudalste Abschnitt dieser Anlage ist in Abb. 4 C schematisch dargestellt. Der praesumptive Raum ist dadurch zweistöckig geworden, dass von lateral eine Weichteilfalte gegen median gewachsen ist. Abb. 3 zeigt sodann die ersten knöchernen Ductusstützen: den medial des paarigen Ductus entstandenen Vomer und das laterale Palatinum.

Da das Munddach infolge seiner Aufwölbung zur Ductusanlage in seinem mittleren Gebiet vorübergehend offen ist, können sich die knöchernen Gaumenstützen nur seitlich und in Form von Verstrebungen entwickeln. Praemaxillare und Maxillare entstehen auf diese Weise im lateralen Abschnitt des ursprünglichen Munddaches.

5. *Die Stadien 8 und 9*

Die unpaare Choane wird infolge der rostrocaudalen Abtrennung des Ductus so caudad verschoben, dass sie in den Bereich der Pterygoidea zu liegen kommt. Zu den knöchernen Ductusstützen ge-

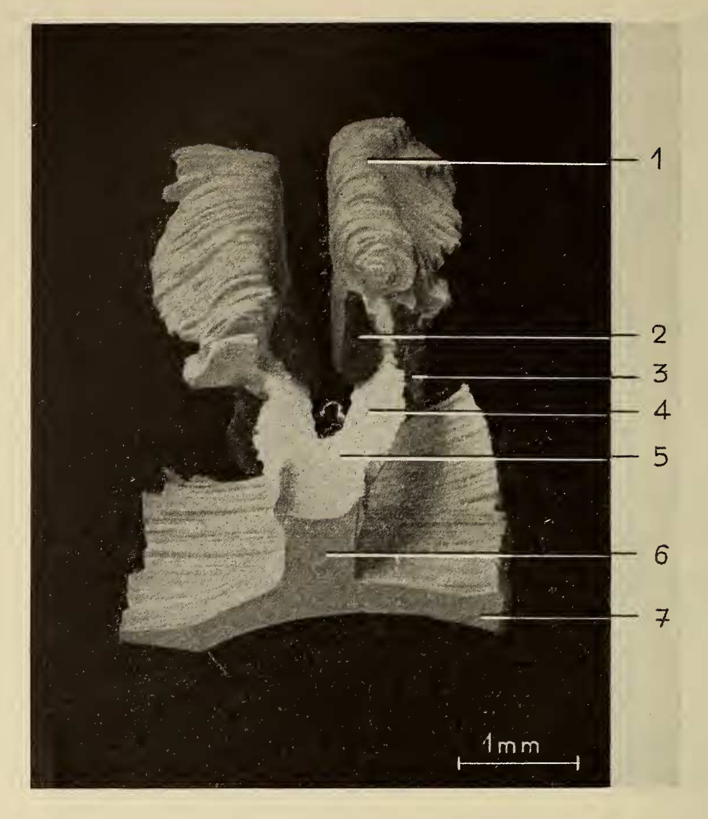


Abb. 3.

Entwicklung des knöchernen Ductus
von *Crocodylus cataphractus* Cuv., Stadium 7.
Plattenrekonstruktion, im Masstab 33,3: 1 angefertigt.

1. Nasenhöhle.
2. Vomer.
3. Palatinum.
4. Paariger Ductus, aus dem Ductus anterior und dem vordern Abschnitt des Ductus posterior bestehend.
5. Unpaarer Ductus nasopharyngeus.
6. Praesumptiver Ductusraum.
7. Sekundäre Mundhöhle.

hört ausser dem Vomer und dem Palatinum nun auch das Pterygoid.

Da das Munddach rostral der Choane nun geschlossen ist, können die in den vorausgehenden Stadien als Verstrebungen angelegten Gaumenstützen flächig werden; vom Maxillare und Praemaxillare beginnen horizontale Gaumenfortsätze mediad zu wachsen. Der horizontalen Abstützung des Munddaches dient auch das neu entstandene Transversum.

6. *Stadium 10 und 11*

Die Verwachsung der lateralen Weichteilfalten hat die Stelle der zweistöckigen Anlage erreicht (Abb. 9). Die Abschnürung vollzieht sich jetzt in zwei Ebenen: dorsal entsteht durch Abtrennung der Dactus nasopharyngeus; durch die ventrale Verschmelzung der Weichteilfalten wird das Cavum ventrale abgegliedert. In diesem caudalen Bezirk werden Ductusentwicklung und Gaumengenese also nicht mehr durch denselben Verwachsungsprozess bewirkt. Das Cavum ventrale obliteriert in rostrocaudaler Richtung.

Die Verwachsung der dorsalen Weichteilfalten erfolgt rascher als die Verschmelzung der ventralen. Es erfolgt deshalb an derselben Stelle im Embryo zuerst die Abtrennung des Ductus und erst hernach die Bildung des Cavum ventrale.

Die Elemente des knöchernen Ductus beginnen so auszuwachsen und den häutigen Ductus zu umgeben, dass seine endgültige Gestalt bereits sichtbar wird. Der Boden des knöchernen Nasenrachenganges wird vorn vom Palatinum, dann von Palatinum und Pterygoid zusammen, hinten nur noch vom Pterygoid gebildet; die Decke wird vorn vom Vomer, hinten vom Pterygoid geliefert; im caudalsten Abschnitt besteht also der gesamte knöcherne Ductus aus Teilen des Pterygoids.

In Stadium 11 beginnt im Anschluss an die vom Vomer gebildete mediale Lamelle das Pterygoid diese Septumanlage zwischen rechter und linker Ductushälfte weiterzuführen. Die von ihm aus entstandene mediane Leiste beginnt vor dem Planum antorbitale. Sie reicht in Stadium 11 nur bis in die Hälfte des Ductuslumens und erstreckt sich nicht über den paarigen Ductus hinaus nach caudal. In Stadium 12 hingegen wird die Septumanlage auch im Bereich des unpaaren Ductus weitergeführt, nicht mehr nur als ventrad wachsender Fortsatz des Pterygoid, sondern zugleich als dorsad wachsende mediane Fortsetzung des Palatinum.

In Stadium 9 und 10 ist als letztes knöchernes Munddachelement das Parasphenoid entstanden. Die Flächenzunahme der knöchernen Gaumenanlagen hat in allen Richtungen derart Fortschritte gemacht, dass die Deckknochen dachziegelartig übereinander liegen und zwar so, dass das caudale Element mit seinem rostralen Ende dem caudalen Ende des rostralen Elementes

aufliegt. Diese Überschiebung ist für Praemaxillare, Maxillare und Palatinum auch am juvenilen Schädel von *Alligator* (Abb. 26 B) noch zu sehen.

II. Differenzierungsprozesse

die zur Entstehung des Ductus nasopharyngeus beitragen

1. *Entstehung des häutigen Ductus*

1. *Die Ductusabschnitte*

Um die komplizierte Genese des Ductus nasopharyngeus verständlicher zu machen, sei der Darstellung der Differenzierungsprozesse eine Uebersicht über die genetisch und morphologisch verschiedenen Ductusabschnitte und ihre vorübergehenden Mündungen in die sekundäre Mundhöhle vorausgeschickt (Tab. 3).

Tabelle 3

Übersicht über die Ductusabschnitte

Morphologisch abgegrenzte Teile	Genetisch verschiedene Abschnitte	Verbindungen zur Mundhöhle
1. paariger Ductus	1. Ductus anterior aus paariger Anlage entstehend. Beginn: Ort der ursprünglichen Mündung der Nasenhöhlen in die Mundhöhle. Fällt fast mit der Grenze zwischen Palatinum und Maxillare zusammen.	paarige tertiäre Choanen
	2. Ductus posterior aus unpaarer Anlage entstehend: 1. rostraler Abschnitt: unmittelbar nach der Abtrennung unpaar, sekundär paarig werdend; verlängert sich rostrocaudad	
2. unpaarer Ductus	2. caudaler Abschnitt: Teil, der embryonal nach der Abtrennung unpaar bleibt.	unpaare tertiäre Choane

2. *Die Entstehung des praesumptiven Raumes*

Die Entstehung des praesumptiven Raumes soll nach den in der Stadienbeschreibung erwähnten Einzelheiten jetzt im Zusammenhang dargestellt werden.

Die Ductusanlage entsteht bei *Crocodylus* erst, nachdem die Mundhöhle bereits vorhanden ist und zwar als ihre dorsade Aus-

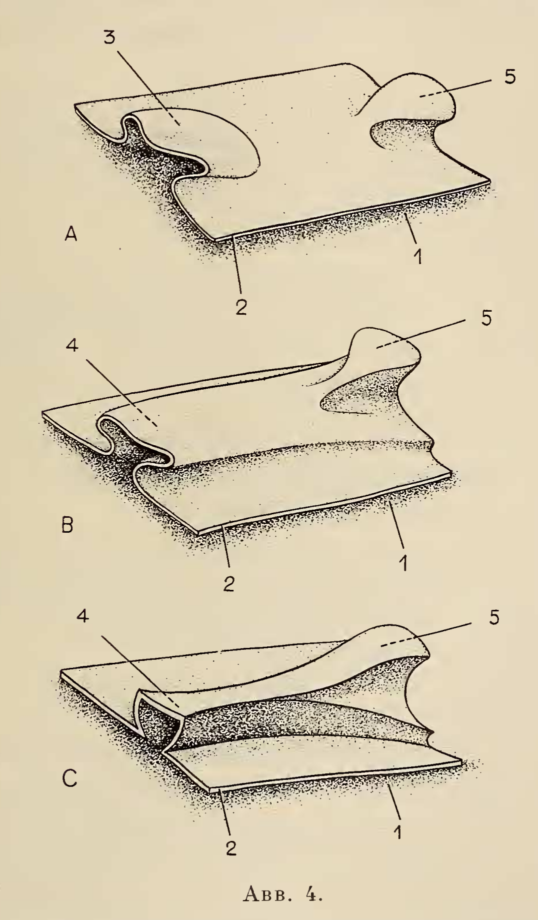


Abb. 4.

Schematische Darstellung des praesumptiven Ductusraumes.
A Stadium 4; B Stadium 5: unmittelbar an den nicht dargestellten Ductus anterior anschliessender Raum; C Stadium 7: Raum unmittelbar caudal der tertiären Choane.

1. Mundhöhle.
2. Mundhöhlenepithel.
3. Anlage des Ductus anterior.
4. Anlage für den Ductus posterior.
5. Rostrale Pharynxregion.

weitung. Der zur Mundhöhle hinzukommende Raum entsteht dadurch, dass das zuerst ebene Munddach sich medial aufwölbt. Dies geschieht in Etappen. In Stadium 3 ist vom praesumptiven Raum der unmittelbar caudal der Nasenhöhle aufgewölbte Teil vorhanden; er stellt die unpaare Anlage für den Ductus anterior dar (Abb. 1). Im Pharynxgebiet ist in diesem Stadium das Munddach noch flach.

Abb. 4A zeigt, wie in Stadium 4 zur rostralen Anlage eine caudale hinzukommt. Zwischen den beiden Aufwölbungen ist das Munddach eben.

Die Entstehung der Ductusanlage erfolgt also nicht durchgehend, sondern von zwei Richtungen her.

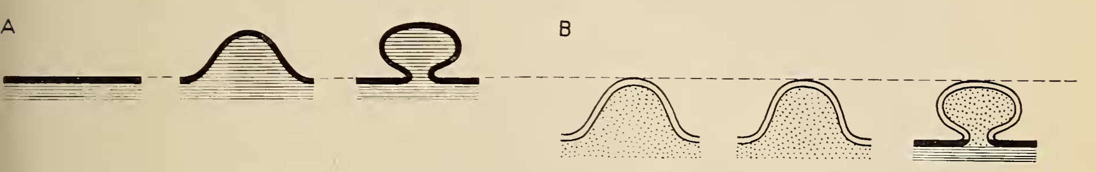
Nachdem die rostrale und die caudale Anlage vorhanden sind, wölbt sich das Munddach in Stadium 5 (Abb. B) auch im gesamten Zwischengebiet auf. Dadurch wird der Raum durchgehend. In Stadium 7 (Abb. C) hat sich die Anlage vertieft. Dazu wird für den caudalen Abschnitt eine bereits in Stadium 5 angebahnte Veränderung deutlicher sichtbar. Durch das mediale Vorwachsen eines horizontalen Pterygoidauswuchses ist der praesumptive caudale Ductusraum zwei-etagig geworden. Der dorsale Raum wird vom ventralen seitlich durch eine den Pterygoidfortsatz umgebende Weichteilfalte, die untere Etage von der Mundhöhle durch eine massige Bindegewebsfalte abgegrenzt.

Die Ductusanlage stellt also eine Ausweitung der Mundhöhle dar. Ihre Entstehung ist von der Genese des praesumptiven Ductusraumes der Säuger so verschieden, dass die Unterschiede im folgenden herausgehoben werden (Abb. 5).

Bei den Säugern entsteht nach den in der Literatur allgemein vertretenen Ansichten die Ductusanlage als Teil der primären Mundhöhle. Der Ductus wird abgetrennt, indem die seitliche Begrenzung der Mundhöhle in Form von Weichteilfalten mediad wächst. Sie stellen Abschnitte des Maxillarfortsatzes des ersten Schlundbogens dar. Durch die Verwachsung entsteht zugleich der definitive Gaumen. Relativ zur Ebene des ursprünglichen Munddaches liegt dieses neue definitive Dach ventral. Die von ihm überdeckte Mundhöhle ist eine nach Abtrennung des Ductus entstandene Resthöhle.

Der praesumptive Ductusraum von *Crocodylus* hingegen entsteht durch Aufwölbung des mittleren Munddachabschnittes. Dadurch wird die ursprüngliche Mundhöhle erweitert. Die Abschnü-

rung des Ductus erfolgt später durch mediales Auswachsen der stehengebliebenen seitlichen Munddachteile. Der so entstehende bindegewebige Gaumen liegt in der Ebene des ursprünglichen Munddaches. Das heisst, der Gaumen wird schon als sekundärer angelegt. Die Mundhöhle ist infolgedessen von Anfang an eine sekundäre, der von ihr dorsal entstehende Ductusraum ein Teil dieser sekundären und nicht, wie Voeltzkow (1902) und Fuchs (1907) angeben, ein Abschnitt der primären Mundhöhle.



--- Ursprüngliche Munddachebene.
Epithel des primären Munddaches.
Epithel des sekundären Munddaches.
Primäre Mundhöhle.
Sekundäre Mundhöhle.

Abb. 5.

Munddach und Entwicklung des Ductusraumes.
A Crocodilia; B Säuger

In Abb. 5 sind diese Unterschiede zwischen den Säugern und *Crocodylus* in Übersicht dargestellt. A zeigt für die Entstehung des Ductus und des sekundären Gaumens von *Crocodylus:*

die Ebene des ursprünglichen Munddaches wird im Verlauf der Ontogenese beibehalten. Das Munddach von *Crocodylus* ist von Anfang an ein sekundärer Gaumen.

Ductusraum und Raum ventral des sekundären Gaumens stellen sekundäre Mundhöhle dar.

Die epitheliale Anlage des Ductus ist einem Teil der epithelialen Anlage des sekundären Gaumens homolog.

In B sind die Verhältnisse für die *Säuger* abgebildet:

Der sekundäre Gaumen entsteht ventral der Ebene des ursprünglichen Munddaches oder primären Gaumens;

der Ductusraum stellt einen Teil der primären Mundhöhle dar;

die epitheliale Anlage des Ductus ist einem Teil der epithelialen Anlage des primären Gaumens homolog.

3. *Differenzierung des häutigen Nasenrachenganges*

a) *Entstehung des Ductus anterior*

Der Ductus anterior entwickelt sich aus dem rostralen praesumptiven Raum. Dies sei mit Hilfe der schematischen Abb. 6 erläutert. Die Abbildung berücksichtigt nur die von Epithel umgebenen Innenräume.

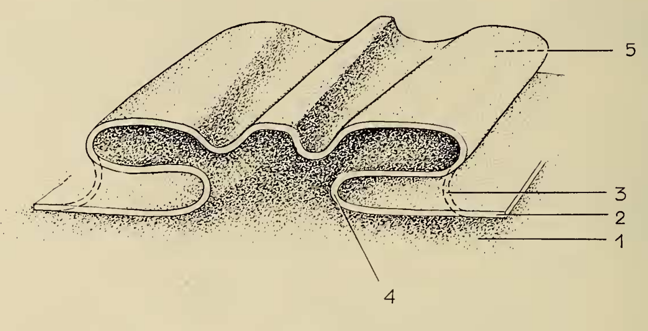


ABB. 6.

Entstehung des Ductus anterior aus der praesumptiven Anlage

1. Sekundäre Mundhöhle.
2. Munddachepithel.
3. Seitliche Begrenzung der frühesten Ductusanlage.
4. Epithel der mediad vorwachsenden Weichteilfalte.
5. Anlage des Ductus anterior unmittelbar vor ihrer Abtrennung.

Die Situation unmittelbar nach der Aufwölbung des ursprünglichen Munddaches ist punktiert dargestellt: das Epithel begrenzt die Ductusanlage von seitlich. In der Folge wächst diese laterale Begrenzung im ventralen Abschnitt als Weichteilfalte so medial vor, dass sie eine zweite Falte berührt, die nahe der Medianen vom Munddach nach ventral wächst. An der Berührungsstelle verschmelzen die Epithelien. Durch rostrocaudades Fortschreiten dieses Verwachsungsprozesses wird zu beiden Seiten der Ductus anterior abgeschnürt.

Das Mundhöhlendach caudal der ursprünglichen Choane ist von Anfang an ein sekundäres, infolgedessen die Mundhöhle eine sekundäre. Deshalb sind die Mündungen des paarigen Ductus anterior nach dem Vorschlag von KAELIN als tertiäre paarige Chaonen zu

betrachten. Definitionsgemäss sind unter primären Chaonen die Mündungen der Nasen- in eine primäre Mundhöhle zu verstehen. Da *Crocodylus* keine primäre Mundhöhle hat, kommen primäre Chaonen nicht vor. Die für Stadium 3 beschriebenen direkten Mündungen der Nasen- in die Mundhöhle sind als sekundäre Chaonen zu bezeichnen.

Die direkten Mündungen der Nasen- in die sekundäre Mundhöhle werden in der Folge auch ursprüngliche Chaonen genannt.

In Stadium 4 der Abb. 2 ist der rostrale Abschnitt des Ductus anterior bereits abgeschnürt. Rechts in der Abbildung der rekonstruierten Mund-, Nasen- und Ductushöhle ist der Recessus extraconchalis zu erkennen; die Nasenhöhle steht nun durch einen paarigen Ductus anterior mit der sekundären Mundhöhle in Verbindung. Der paarige Nasenrachengang ist erst im vorderen Viertel der Anlage abgeschnürt worden; entsprechend liegen die paarigen tertiären Choanen noch nahe dem Ort der ursprünglichen.

Dieser Ort, zugleich Beginn des Ductus anterior, bleibt in der Folge unverändert, indem seine Situation zu Nasenhöhle und Knochenelementen im Laufe der weiteren Entwicklung dieselbe bleibt.

In bezug auf die Nasenhöhle entspringt der Ductus anterior von *Crocodylus* unmittelbar caudal der Abzweigung des Recessus extraconchalis aus der Nasenhöhle. In bezug auf die knöchernen Ductusstützen beginnt der Ductus im Anfangsteil des Vomer. Der Ursprung des paarigen Ductus anterior ist in Abb. 7 in einem paramedialen, durch die äussere Nasenöffnung führenden Schnitt getroffen. Der paarige Nasenrachengang beginnt genau an der Stelle, die durch den Beschriftungspfeil bezeichnet wird, also leicht caudal des Recessus extraconchalis, dessen Lumen im Schnitt zu sehen ist. In bezug auf die Knochenelemente liegt die Stelle leicht dorsocaudal der Naht zwischen Maxillare und Palatinum. Letzteres bildet den Ductusboden. Als Ductusdach dient eine von der medianen Vomerplatte nach lateral abzweigende dünne Knochenlamelle. Im Gebiet der tertiären Choane ist das mächtige Pterygoid, dorsal der seitlichste Abschnitt des Parasphenoids zu sehen.

Der Ductus anterior liegt im Gebiet rostral des Planum antorbitale, gehört also lagemässig zur Regio ethmoidalis. Seine Genese zeigt aber deutlich, dass er herkunftsmässig nicht dem Nasen-, sondern dem Mundhöhlenraum zuzuordnen ist.

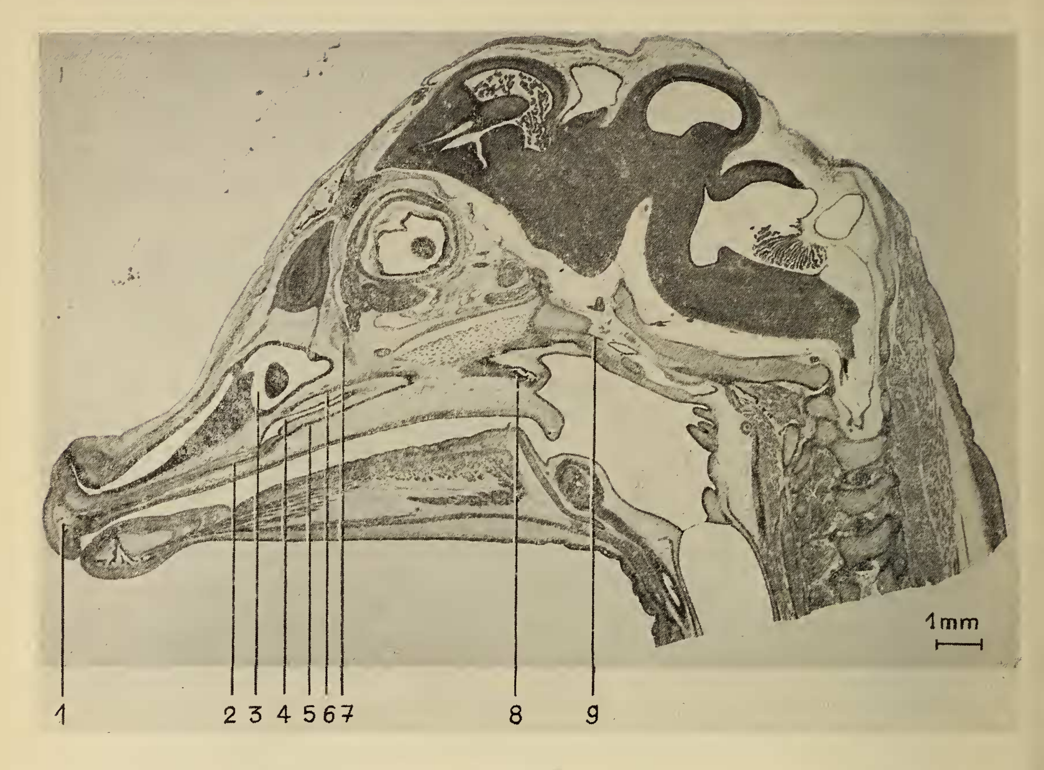


Abb. 7.

Beginn des Ductus anterior; durch die äussere Nasenöffnung geführter Sagittalschnitt von Stadium 10.

1. Praemaxillare.
2. Maxillare.
3. Recessus extraconchalis.
4. Beginn des Ductus anterior.
5. Palatinum.
6. Vomer.
7. Planum antorbitale.
8. Pterygoid.
9. Parasphenoid.

b) *Entstehung des Ductus posterior*

Die Grenze zwischen Ductus posterior und anterior ist morphologisch nicht feststellbar. Die Existenz des hinteren paarigen Ductus kann nur indirekt, aus dem Vorhandensein einer unpaaren Choane erschlossen werden; dies deshalb, weil der Ductus posterior, als aus einer unpaaren Anlage sich entwickelnd, auch in unpaarer Verbindung mit der Mundhöhle steht. Die Mündung des Ductus posterior ist eine unpaare tertiäre Choane.

Die Abtrennung des Ductus posterior erfolgt durch das Vorwachsen des Munddachteiles, der die laterale Begrenzung der

unpaaren Anlage bildet. Die Weichteilfalten gliedern durch Verschmelzung einen zunächst unpaaren Ductus ab. Die Verwachsung erfolgt von rostral nach caudal und beginnt unmittelbar hinter der letzten Mündungsstelle der paarigen tertiären Choanen.

Der unpaare Ductus posterior wird später dadurch paarig, dass das Bodenepithel in Form einer medialen Leiste zum Ductusdach

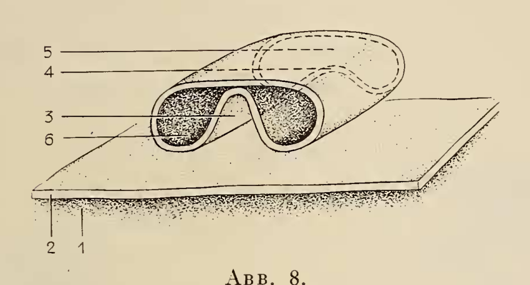


Abb. 8.

Entwicklung des unpaaren Ductus posterior zum paarigen Ductus

1. Sekundäre Mundhöhle.
2. Gaumenepithel.
3. Rostrales bindegewebiges Septum.
4. Erste leichte Aufwölbung zum Septum im caudaleren Bereich.
5. Unpaarer Ductus posterior.
6. Rechte Hälfte des paarigen Ductus posterior.

wächst und mit dem Dachepithel verschmilzt. Das diesen Prozess darstellende Schema der Abb. 8 gibt das Gaumen- und Ductusepithel und die von ihm umschlossenen Hohlräume wieder. Ventral des Gaumenepithels liegt die sekundäre Mundhöhle. Etwas dorsal vom definitiven Munddach ist der durch Abschnürung entstandene Ductus posterior zu sehen. Das Ductusepithel wölbt sich, zusammen mit dem medialen nicht dargestellten Bindegewebe rostrocaudad fortschreitend bis zur Berührung mit dem Dachepithel ins Ductuslumen auf. Boden- und Dachepithel verschmelzen dann so rasch, dass eine Nahtstelle nur über wenige Querschnitte festzustellen ist.

Bei Embryonen ab Stadium 8 wachsen sich sowohl vom Ductusboden wie vom Ductusdach Epithelleisten entgegen (Abb. 13), um durch Verwachsung den Ductus zu unterteilen. Ob im Kopf des adulten Tieres nicht nur der knöcherne, sondern auch der häutige Ductus im letzten Abschnitt unpaar bleibt, ist mittels osteologischer Dokumentierung allein nicht zu entscheiden.

Die rostrocaudade Abtrennung des Ductus bedeutet zugleich eine Verschiebung der Choane in immer caudalere Regionen. Die Choane liegt dabei hinsichtlich der Knochenelemente zuerst caudal des Vomer (Abb. 11), später caudal des Palatinum und in älteren Stadien innerhalb der Pterygoidea.

In späteren Stadien wird die Entwicklung des Ductus posterior dadurch komplizierter, dass seine Anlage zwei-etagig geworden ist. Seine Genese kann aus den schematischen Darstellungen der Abb. 9 abgelesen werden. Die erste Zeichnung zeigt die caudalste, die letzte die rostralste Ductusregion. Die Abbildung beschränkt sich wieder

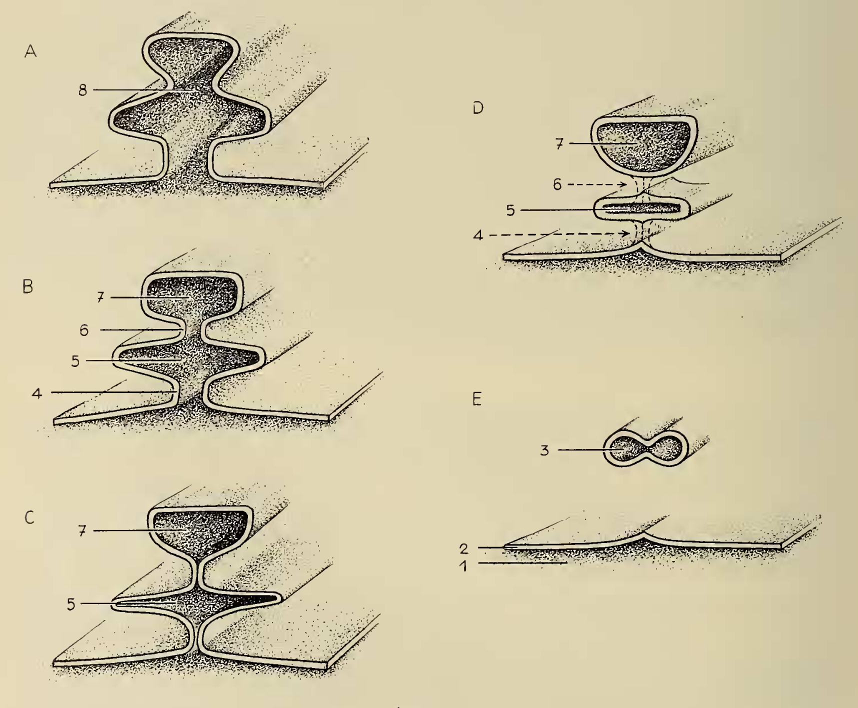


Abb. 9.

Entstehung des caudalen Abschnittes des Ductus posterior; schematische, nach Querschnitten des Stadiums 10 gezeichnete Darstellung. A caudalstes; E rostralstes Gebiet.

1. Sekundäre Mundhöhle.
2. Munddachepithel.
3. Ductus posterior unmittelbar vor dem Paarigwerden.
4. Ventrale Weichteilfalten.
5. Cavum ventrale.
6. Dorsale Weichteilfalten, in denen das Pterygoid auswächst.
7. Cavum dorsale = Ductus posterior.
8. Tertiäre Choane.

auf die Darstellung der von Gaumen- und Ductusepithel umgebenen Höhlen.

In diesem caudalen Bereich erfolgt, entsprechend der Zweiteilung des praesumptiven Raumes, eine doppelte Abtrennung von der Mundhöhle: durch Verwachsung der dorsalen Weichteilfalten wird ein Cavum dorsale = Ductus posterior, durch Verschmelzung der ventralen Gaumenblätter ein Cavum ventrale gebildet. Da die dorsalen Weichteilfalten rascher verwachsen als die ventralen, erfolgt für dieselbe Stelle im Embryo zuerst die Abtrennung des Ductus und erst hernach die Abschnürung des Cavum ventrale. Abb. 9C zeigt die Stelle, wo durch den dorsalen Verwachsungsprozess der Ductus posterior aus dem praesumptiven Raum eben abgetrennt wird. An derselben Stelle haben sich die ventralen Falten median noch nicht getroffen. Ihre Verwachsung, durch welche gleichzeitig das Cavum ventrale und das definitive Munddach entstehen, geschieht zwischen C und D. Dieser nicht dargestellte Entwicklungszustand wird anschliessend mit Hilfe der Fotografie eines Querschnittes besprochen. In D sind vom Epithel der Ductusanlage nur noch jene Teile übrig, welche die neu entstandenen Hohlräume umschliessen. An die Stelle der in C median noch vorhandenen und in D punktiert dargestellten, inzwischen überflüssig gewordenen Epithelwandungen, ist Bindegewebe getreten. B und A zeigen die Ductusanlage caudal des neu abgegliederten Ductus. Die Verbindung zwischen Cavum dorsale = Ductus und Cavum ventrale = Mundhöhle stellt infolgedessen die unpaare tertiäre Choane dar.

Den zwischen C und D liegenden Entwicklungszustand zeigt die Fotografie eines Querschnittes von Stadium 10 (Abb. 10). Dorsal der in der Fotografie unten liegenden sekundären Mundhöhle ist eine zweite Höhle, das Cavum ventrale, noch dorsaler das Cavum dorsale zu sehen. Während der dorsale Raum an dieser Stelle seinen Abschnürungsprozess schon hinter sich hat, ist die Verwachsung der ventralen Weichteilfalten noch in Gang. Dorsal entsteht durch die Abtrennung der Ductus; durch den Zusammenschluss der ventralen Falten kommt die Bildung des definitiven Munddaches zustande.

Der unpaare Ductus wird auch in diesem hinteren Abschnitt in rostrocaudaler Richtung paarig. Das geschieht unmittelbar vor dem in Abb. 9 E dargestellten Abschnitt.

Die Zweiteilung erfolgt in den ältesten Stadien 11 und 12 nicht mehr bloss in der bereits beschriebenen Weise durch vertikale

Bindegewebsleisten; jetzt sind knöcherne Ductuselemente an der Septumbildung mitbeteiligt. Ab Stadium 11 wächst in die dorsale

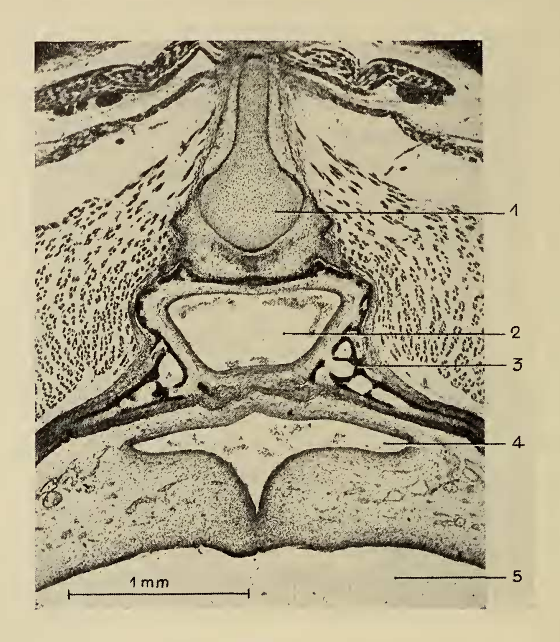


Abb. 10.

Entstehung des hinteren Abschnittes des Ductus posterior. Querschnitt rostral der Choane von Stadium 10.

1. Septum interorbitale.
2. Unpaarer Ductus posterior.
3. Pterygoid.
4. Cavum ventrale.
5. Sekundäre Mundhöhle.

Weichteilleiste eine Doppellamelle des Pterygoid (Abb. 13). In Stadium 12 enthält die dorsad wachsende Septumanlage eine Doppellamelle des Palatinum.

2. *Die Entstehung des knöchernen Ductus nasopharyngeus*

Für die Stadien 7-9 hinkt die Entstehung des knöchernen Nasenrachenganges der Bildung des häutigen Ductus deutlich nach; ab Stadium 10 sind die beiden Prozesse gekoppelt.

Für seine Entwicklung können zwei Etappen unterschieden werden:

in einer ersten erfolgt die Bereitstellung der Elemente; dann erst schliessen sich die Knochen so zusammen, dass die Gestalt des Kanals sichtbar wird.

1. *Entstehung der Ductuselemente*

Über die Entstehung der Ductuselemente im allgemeinen orientiert Abb. 11. Die deckknöchernen Ductus-, Gaumen- und Pharynxstützen sind durch ausgefüllte, die knorpeligen Pharynxelemente durch leere Rechtecke dargestellt. Der häutige Ductus nasopharyngeus ist ohne Rücksicht auf seine Gestalt durch eine Strecke wiedergegeben.

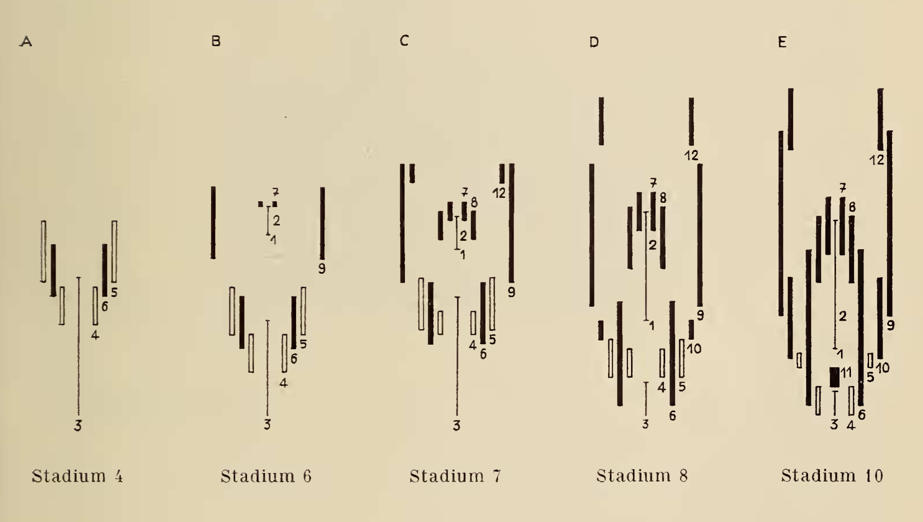


ABB. 11.

Vertikale Projektion der Ductus- und Gaumenstützen von *Crocodylus cataphractus*, dargestellt in ihrer maximalen Ausdehnung ohne Berücksichtigung der Gestalt. Die Chorda ist nach caudal nicht in der ganzen Länge eingezeichnet; die hautknöchernen Elemente sind als ausgefüllte, die ersatzknöchernen als leere Rechtecke abgebildet.

1. Tertiäre Choane.
2. Ductus nasopharyngeus.
3. Chorda dorsalis.
4. Processus infrapolaris.
5. Processus pterygoideus quadrati.
6. Pterygoid.
7. Vomer.
8. Palatinum.
9. Maxillare.
10. Transversum (Ektopterygoid).
11. Parasphenoid.
12. Praemaxillare.

Als erstes Ductuselement entsteht in Stadium 6 (B) der Vomer, hierauf in Stadium 7 (C) das Palatinum. Das Pterygoid gehört zuerst zur Gruppe der Pharynxstützen und nimmt erst ab Stadium

8 an der Bildung des knöchernen Ductus teil. Vomer und Palatinum verlängern sich rostrocaudad, während ihnen das Pterygoid rostrad entgegenwächst. Es zeigt sich darin eine gewisse Parallele zur Entstehung des praesumptiven Ductusraumes, der sowohl von einer rostralen als von einer caudalen Anlage her seinen Anfang nimmt. Aus der Abbildung geht auch hervor, dass die Gruppe der Ductuselemente erst auftritt, nachdem die Pharynxstützen schon in Entwicklung begriffen sind.

Über die Ductuselemente im besonderen orientiert die Rekonstruktion von Stadium 7 (Abb. 3).

Der zuerst entstandene Vomer liegt dorsal und medial des Ductus anterior. Die vertikal gestellte, relativ massive Platte bildet später den rostralen Abschnitt des Ductusseptums, welches im Abschnitt des paarigen Ductus die Scheidewand bildet.

Nach WETTSTEIN (1954) bildet der Vomer adult den Boden des Nasenrachenganges. Für *Crocodylus* zeigt die Untersuchung, dass der Vomer embryonal und adult nur Septum und Dach des knöchernen Ductus darstellt. Der Ductusboden wird rostral vom Palatinum, caudal vom Pterygoid gebildet.

Der Vomer ist als Bodenelement des knöchernen Nasenrachenganges sicher bei jenen rezenten und fossilen Vertretern vorhanden, bei denen er als Fläche ins knöcherne Gaumendach eintritt und am Schädel von ventral sichtbar ist: bei *Melanosuchus niger* stix und bei *Pholidosaurus Schaumburgensis* H. v. Meyer. Bei *Tomistoma schlegelii* S. Müller ist eher zu vermuten, dass nur das durch den Vomer gebildete Septum direkt an der Bildung des Gaumendaches beteiligt sind, denn es sind von ihm nur zwei sehr schmale Leisten zu sehen.

2. *Der Zusammenschluss der Elemente zum knöchernen Nasenrachengang*

Der Zusammenschluss der Knochenelemente zum knöchernen Ductus derart, dass die künftige Gestalt schon sichtbar wird, erfolgt ab Stadium 9. Ein Querschnitt durch die Ethmoidalregion des Stadiums 10 (Abb. 12) orientiert über die Gestalt des rostralen knöchernen Ductus. Medial in der Abbildung ist das knorpelige Septum nasi zu sehen, seitlich von ihm die Nasenhöhle. Der paarige Ductus liegt ventral des Septum nasi. Er ist vom Vomer überdacht, der lateral nach schräg aussen dem Palatinum entgegen-

wächst. Dieses, zwar primär als Ductuselement entstanden, spielt jetzt durch seine horizontale Ausdehnung ventral und seitlich des Ductus deutlich auch die Rolle eines Gaumenelementes. Die sekun-

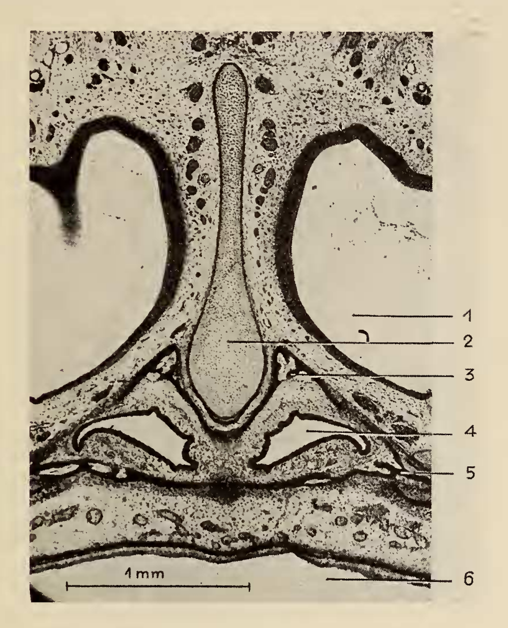


Abb. 12.

Entstehung des knöchernen Ductus nasopharyngeus: vorderer Abschnitt; Querschnitt durch die Ethmoidalregion von Stadium 10.

1. Nasenhöhle.
2. Septum nasi.
3. Vomer.
4. Ductus anterior.
5. Palatinum.
6. Sekundäre Mundhöhle.

däre Mundhöhle liegt ventral des stark von Blutkapillaren durchzogenen bindegewebigen Gaumens. Dessen starke Bindegewebsfasern sind in der fotografischen Wiedergabe fast so dunkel wie die Hautknochen, haben jedoch mit den knöchernen Gaumenstützen keinerlei Zusammenhang.

Während für Stadium 10 die Bildung des knöchernen Ductus jener des häutigen nachhinkt, wird aus der Abb. 13 eines Querschnittes von Stadium 12 deutlich, wie auf spätern Stadien die beiden Prozesse gekoppelt sind. Es handelt sich um einen Schnitt durch die Regio orbitalis. Das hohe Septum interorbitale liegt dorsal jenes noch unpaaren Ductus posterior, der eben paarig werden soll. Zu seiner Unterteilung wachsen sich von dorsal und

ventral eine mediale Septumanlage entgegen. Die dorsale enthält einen vertikalen Doppelfortsatz des Pterygoid, die ventrale einen solchen des Palatinum. Über den hinteren, nur noch im Bereich

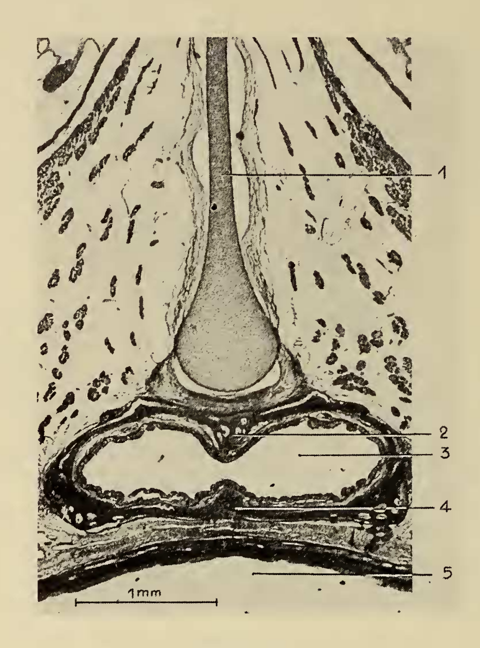


Abb. 13.

Entstehung des knöchernen Ductus nasopharyngeus: hinterer Abschnitt; Querschnitt durch die Orbitalregion von Stadium 12

1. Septum interorbitale.
2. Vom Pterygoid aus gebildete dorsale Septumanlage.
3. In Unterteilung begriffener Ductus.
4. Vom Palatinum aus gebildete ventrale Septumanlage.
5. Sekundäre Mundhöhle.

der Pterygoidea liegenden Abschnitt des Ductus gibt der bereits besprochene Querschnitt in Abb. 10 Aufschluss. Das Pterygoid umgreift den unpaaren Ductus wie eine Schachtel. Deren Boden ist zwar noch nicht fertig ausgebildet, aber durch starke, in der Fotografie dunkel wiedergegebene Bindegewebszüge angedeutet.

II. DIE ENTWICKLUNG DES SEKUNDÄREN GAUMENS

Das ursprüngliche Munddach von *Crocodylus* besteht aus zwei Abschnitten:

1. aus einem caudal der ursprünglichen Choanen liegenden; er entsteht durch Verschmelzung der Oberkieferfortsätze des ersten Schlundbogens;
2. aus dem rostral der ursprünglichen Chaonen liegenden Teil; er wird durch Verwachsung der Nasenfortsätze gebildet.

Der sekundäre Gaumen entsteht caudal der ursprünglichen Choanen. Er reicht bis an den Vorderrand der definitiven Choane. Der caudal des rostralen Choanenrandes liegende Dachabschnitt wird soweit in die Darstellung miteinbezogen, als der Zusammenhang es erfordert.

Anlässlich der Bildung des praesumptiven Ductusraumes entsteht im caudalen ursprünglichen Munddachabschnitt in der nun bekannten Weise eine mediane breite Rinne. Zur Erreichung der definitiven Gaumenverhältnisse sind infolgedessen zwei Prozesse notwendig:

die mediale Rinne muss verschlossen werden. Es entsteht dabei das bindegewebige Munddach;

dieses wird nachträglich verknöchert.

Der erste Prozess ist identisch mit den Veränderungen, die zur Entstehung des häutigen Ductus führen, bedarf also keiner weiteren Erläuterung mehr.

1. *Die Verknöcherung des bindegewebigen Gaumens*

Die Verknöcherung des bindegewebigen Gaumens geschieht zeitlich in folgenden Etappen:

der Entwicklung des Pharynx-Stützapparates folgt die Entstehung der Stützelemente für den Ductus nasopharyngeus und der Gaumenverstrebungen;

die horizontale Abstützung des Munddaches geschieht erst zuletzt durch Bildung der Gaumenfortsätze.

Die frühe Abstützung des Pharynx (Abb. 11) ist auffallend sowohl hinsichtlich der Deckknochenelemente, als auch der Verknöcherung der zu den Pharynxstützen gehörenden Teile des Chondrocraniums. Der schon in Stadium 3 vorhandene Processus pterygoideus erhält als Deckknochen das Pterygoid, das nach Tab. 8

bei *Crocodylus* der erste Deckknochen überhaupt ist. Der Tab. 9 ist zu entnehmen, dass der Proc. pterygoideus zugleich eines der Knorpelelemente ist, die am frühesten in den Verknöcherungsprozess einbezogen werden.

Gleichzeitig mit dem Pterygoid und wenig später als der Proc. pterygoideus entwickelt sich der Proc. infrapolaris. Auch dieses knorpelige Pharynxelement verknöchert als eines der ersten. Als letztes, bei den rezenten Krokodilen nur noch embryonal als Pharynxstütze dienendes Element, tritt das Parasphenoid auf.

Die Bildung der als Verstrebung angelegten Gaumenelemente und der Stützelemente für den Ductus nasopharyngeus setzt später ein. Es entstehen in Stadium 7 (Abb. 11) zuerst Praemaxillare und Maxillare als Gaumenverstrebungen, dann Vomer und Palatinum als Ductusstützen und hierauf das Transversum als letztes Gaumenelement. Die Ductusstützen sind für den Verknöcherungsprozess des Gaumens insofern von Bedeutung, als ihre horizontalen Teile zugleich Gaumenstützen darstellen. Das ist der Fall bei Palatinum und Pterygoid, beim Pterygoid direkter und ausgeprägter als beim Palatinum. Das Palatinum besetzt einen medialen, breitenmässig beschränkten Teil des Munddaches, während das Pterygoid die ganze Gaumenbreite überdacht.

Die horizontale Abstützung des Munddaches erfolgt relativ spät, erst, nachdem der Nasenrachengang schon weitgehend entwickelt und der definitive bindegewebige Gaumen entstanden ist. Das ist in Stadium 8 der Fall: von Praemaxillare, Maxillare und Transversum aus bilden sich in Kontinuität mit der ersten Anlage horizontale Gaumenfortsätze. Sie haben in Stadium 12 den bindegewebigen Gaumen unter Aussparung der Palatinal-Fenster vollständig durchwachsen.

2. *Unterschiede zum Säuger-Gaumen*

Die Hauptunterschiede gegenüber den Säugern wurden bereits erwähnt, müssen jetzt aber noch etwas präzisiert werden.

Aufgrund des Entstehungsmodus des praesumptiven Raumes wurde festgestellt, dass das ursprüngliche Munddach von *Crocodylus* bereits die Anlage des sekundären Gaumens darstellt. Die damit zusammenhängenden Charakteristika von *Crocodylus* und die sich ergebenden Unterschiede zu den Säugern wurden Ste. 207 besprochen. Hier sei betont, dass das dort gesagte lediglich für den

Gaumenabschnitt caudal der ursprünglichen Choanen gilt. Der rostrale Gaumenteil entsteht übereinstimmend. Er besteht nach VOELTZKOWS und den eigenen Ergebnissen bei *Crocodylus*, nach SCHNEIDER (1935) bei allen Sauropsiden und den Säugern aus dem Material der verwachsenen Nasenfortsätze.

Im adulten Schädel sind aber sowohl in bezug auf die Grenze zwischen rostralem und caudalem Abschnitt als auch in Hinsicht auf die Zuteilung der Knochenelemente zum einen oder andern Abschnitt erhebliche Unterschiede vorhanden:

1. die Grenze zwischen den beiden Gaumenabschnitten verläuft bei den *Säugern* zwischen Praemaxillare und Maxillare, da nach STADTMÜLLER (1936) und STARCK (1955) das Foramen incisivum den Ort der ursprünglichen Choane darstellt und nach ROMER zugleich die Grenze zwischen Praemaxillare und Maxillare anzeigt.
   Für *Crocodylus* ist die Grenze unscharf, denn die Stelle der ursprünglichen Choane als Ursprung des Ductus anterior ist osteologisch nicht exakt anzugeben. Sie liegt im rostralsten Vomergebiet und ungefähr dorsal der medialen Naht zwischen Maxillare und Palatinum.

2. Damit ist bereits gesagt, dass bei den Säugern der rostrale Gaumenabschnitt nur aus dem Praemaxillare, bei *Crocodylus* aus Praemaxillare und Maxillare besteht. Der caudal der ursprünglichen Choane liegende Gaumenabschnitt der Säuger wird im allgemeinen von Maxillare und Palatinum, jener von *Crocodylus* von Palatinum, Transversum und Pterygoid verknöchert.

3. *Das Parasphenoid*

Das embryonal als Munddachelement dienende Parasphenoid ist hinsichtlich seiner Existenz bei *Crocodylus* Gegenstand widersprechender Ansichten und soll deshalb etwas ausführlicher dargestellt werden.

Der Terminus Parasphenoid wird in der Literatur verschieden verwendet. Der bei den Amphibien als Rostrum bezeichnete Abschnitt wird bei *Crocodylus* von MEEK (1911), GAUPP (1906) und DE BEER (1937) Parasphenoid genannt. Die gleichen Autoren verwenden für die seitlichen Teile des Amphibienparasphenoids

den Ausdruck Basitemporale. Kesteven (1918, 1957) braucht den Terminus für rostralen Teil und laterale Abschnitte zusammen. In dieser Arbeit wird der Ausdruck Parasphenoid für jenen Abschnitt verwendet, der dem Rostrum parasphenoidei der Amphibien entspricht. Den lateralen Abschnitt nenne ich Basitemporale. Werden sowohl der mediale rostrale als auch die lateralen caudalen Abschnitte gemeint, wird der Begriff Amphibien-Parasphenoid gebraucht.

Das Amphibien-Parasphenoid ist ein unpaarer, median liegender Hautknochen, der das Primordialcranium gegen die Mundhöhle abdeckt; sein schmaler, medioventral der Hypophyse liegender Abschnitt verschliesst die Fenestra basicranialis anterior; die lateralen Teile unterwachsen die Basalplatte und verschliessen, bis zur Pars cochlearis reichend, die Fenestra basicranialis posterior.

In Übereinstimmung mit Meek, Shino und Gaupp und im Unterschied zu Parker und Kesteven (1957) muss für die Embryonalentwicklung von *Crocodylus* die Existenz eines rudimentären Parasphenoid vertreten werden.

Parker (1883) äussert sich über das Element gar nicht. Kestevens Behauptung, es komme ein Parasphenoid weder bei den Krokodilen noch bei allen übrigen Reptilien vor, ist hinsichtlich der Krokodile vom Material her zu verstehen. Er hatte für seine Arbeit nur ein Stadium zur Verfügung, in dem die Knochenentwicklung noch gar nicht begonnen hatte und ein zweites, in welchem sie bereits so fortgeschritten war, dass die Verhältnisse ohne Kenntnis der vorausgehenden Stadien schwer zu interpretieren sind.

Bei *Crocodylus* tritt das Parasphenoid, wie Tabelle 8 zeigt, relativ spät auf. Es bildet in Stadium 9 den Anfang für einen Boden ventral des Hypophysenfensters. Es entsteht im Bindegewebe und hat weder Kontakt mit den Trabekeln noch mit andern Knorpelelementen. Es handelt sich also um eine hautknöcherne Anlage.

In Stadium 10 ist das Parasphenoid noch immer deutlich als individuelles Element zu erkennen. Der Querschnitt der Abb. 14 zeigt es noch ohne Kontakt mit den Polknorpeln. Es liegt als Dach über der Anlage des Ductus anterior des intertympanalen Systems und ist auch in den folgenden Stadien durch die Lagebeziehung zum Ductus anterior deutlich vom Pterygoid zu unterscheiden.

Das letzte Stadium, in welchem das Parasphenoid noch sicher von andern Elementen abgegrenzt werden kann, ist Stadium 11.

Im schlüpfreifen Embryo (Abb. 29, 30) ist es zwar noch gegen das Pterygoid abgehoben, mit den Trabekeln aber ist es nun verwachsen.

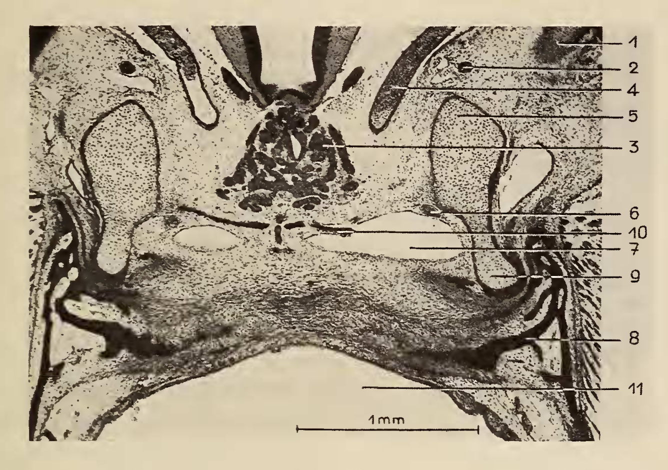


Abb. 14.

Parasphenoid von *Crocodylus cataphractus* Cuv.
Schnitt durch den mittleren Abschnitt der Hypophysengrube von Stadium 10.

1. Pila antotica.
2. N. abducens.
3. Hypophyse.
4. Arteria carotis interna.
5. Polknorpel.
6. N. palatinus.
7. Anlage des Canalis anterior.
8. Pterygoid.
9. Processus infrapolaris.
10. Parasphenoid.
11. Pharynxraum.

Das Parasphenoid ist also während der Embryonalzeit als selbständiges Element ventral der Hypophyse zu identifizieren. Spätembryonal nimmt es als Bestandteil des Praesphenoids an der Bildung der Hypophysengrube teil. Es wird zu dieser Zeit ausserdem vollständig von den Pterygoiden unterwachsen, so dass es nicht mehr zu den Pharynxelementen gehört.

III. VERGLEICH MIT DEN ADULT VERWIRKLICHTEN VERHÄLTNISSEN

I. *Der Ductus nasopharyngeus*

Der Ursprungsort des knöchernen Nasenrachenganges liegt embryonal und adult leicht caudal der Maxillo-Palatinalnaht (Abb. 7, 26). Deshalb ist die Bestimmung der Ductuslänge auch am adulten Schädel möglich.

Im caudalen Ductusabschnitt finden hingegen Veränderungen statt. Der knöcherne Nasenrachengang verlängert sich postembryonal so, dass sein Ende caudaler als die Crista sellaris liegt; er unterwächst auf diese Weise das Basisphenoid (Abb. 15 C). Er erfährt dabei den Druck der postembryonal ventrad auswachsenden Basiselemente und wird aus seiner horizontalen Richtung abgedrängt.

In Abb. 15 sind die caudalen Ductusabschnitte und die Basiselemente so orientiert, dass der Abstand zwischen Crista sellaris und Condylus occipitalis gleichlang ist und die Dorsalfläche des Basioccipitale horizontal liegt. Die Lage des Ductus in Stadium 10 (A) ist infolge der Schnauzenknickung noch nicht die endgültige, der Ductusraum caudad offen. In Stadium 12 (B) hat sich der Ductus zufolge

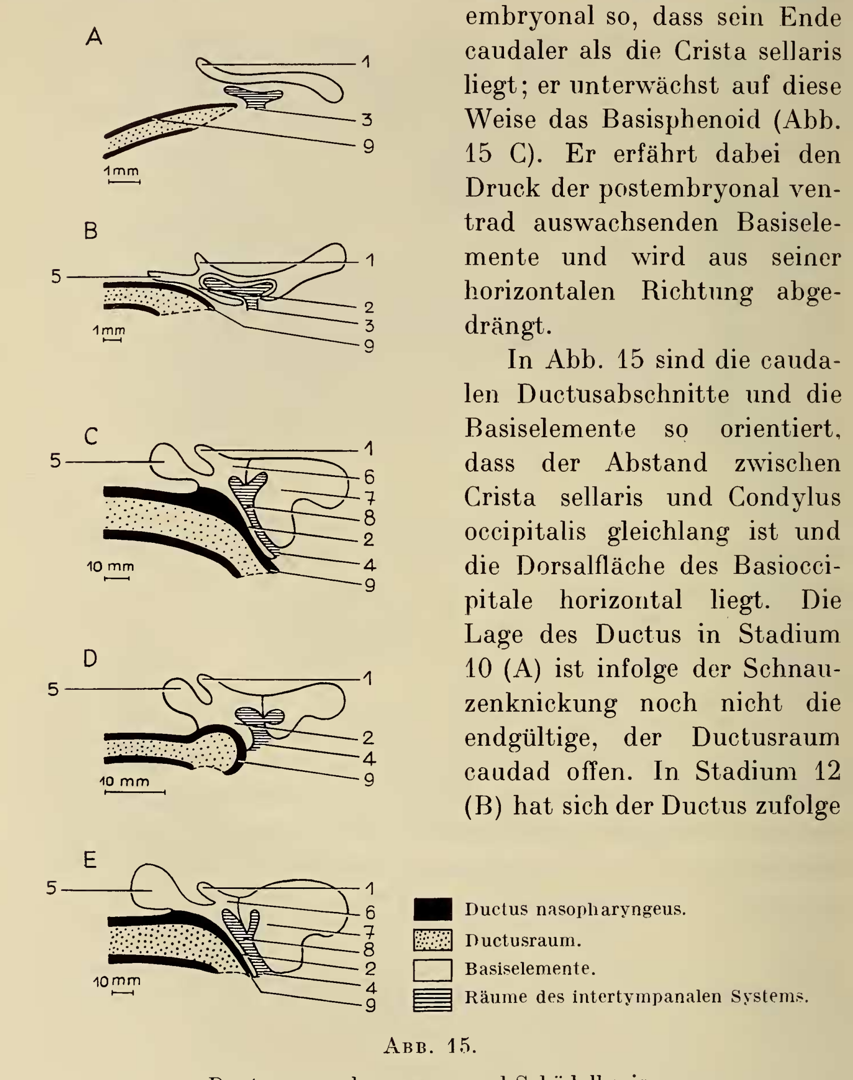


ABB. 15.

Ductus nasopharyngeus und Schädelbasis.

A Stadium 10 (61 n. VOELTZK.) von *Crocodylus cataphractus*; B Stadium 12 (63 n. V.) von *Crocodylus cataphractus*; C *Crocodylus niloticus* Laur. adult; D *Alligator mississip.* Daud. juvenil; E *Gavialis gangeticus* Gmelin adult.

1. Crista sellaris.
2. Ventrales Praesphenoid, embryonal Processus infrapolaris.
3. Mediane Eustachische Öffnung.
4. Foramen intertympanicum.
5. Dorsales Praesphenoid.
6. Basisphenoid.
7. Basioccipitale.
8. Canalis medialis.
9. Pterygoid.

der in der Zwischenzeit realisierten Schnauzenhebung der Crista sellaris genähert; die Choane mündet ventrad. Der Ductus hat aber die Basiselemente noch nicht zu unterwachsen begonnen. In C ist die oben beschriebene Ablenkung des Nasenrachenganges aus seiner ursprünglich horizontalen Richtung dargestellt.

2. *Die Munddachelemente*

Das embryonale und postembryonale Ductuswachstum bis zur Unterlagerung der Schädelbasis bedingt bei *Crocodylus* folgende Änderungen:
der embryonal seit Stadium 4 vorhandene Proc. infrapolaris wird in seiner ganzen Fläche so vom Pterygoid unterwachsen, dass er spätembryonal und adult nur noch auf eine ganz begrenzte Stelle als Pharynxelement auftritt.

Das Parasphenoid stellt adult bei keinem der rezenten Crocodilier ein Munddachelement dar. Fossil hingegen war nach Watson (1919) z.B. beim jurassischen Metriorhynchus ein breites medianes Parasphenoid vorhanden.

Der Vomer bildet bei *Crocodylus* Ductusseptum und -dach und nimmt infolgedessen schon embryonal nicht an der Bildung des knöchernen Gaumens teil. Sowohl unter den rezenten als auch unter den fossilen Crocodiliern gibt es aber Vertreter, bei denen der Vomer zugleich Gaumen- und Ductuselement darstellt. Der dem Gaumen eingegliederte Abschnitt bildet hier den rostralen Abschnitt des Ductusbodens. Unter den rezenten Vertretern ist dies bei *Melanosuchus niger* spix und eventuell bei *Tomistoma schlegeli* S. Müller der Fall. Von den fossilen Vertretern haben nach Kaelin (1955) *Pholidosaurus schaumburgensis* H.v. Meyer und *Thoracosaurus scanicus* Troedsson einen derartigen Vomer.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Entstehung des Ductus nasopharyngeus und des Gaumens verläuft im allgemeinen in rostrocaudaler Richtung. Die Bildung des praesumptiven Ductusraumes hingegen erfolgt zugleich von einer rostralen und einer caudalen Anlage aus. Auch die Genese des knöchernen Nasenrachenganges geschieht auf diese Weise in einem gegenläufigen Prozess.

2. Am häutigen Ductus sind embryonal als genetisch verschiedene Abschnitte Ductus anterior und posterior zu unterscheiden. Morphologisch betrachtet zerfällt der Ductus nasopgaryngeus embryonal in einen paarigen und in einen unpaaren Teil. Die Grenze der genetisch verschiedenen Abschnitte fällt mit der Grenze zwischen paarigem und unpaarem Ductus nicht zusammen.

3. Der knöcherne Ductus hinkt in seiner Genese der Entstehung des häutigen nach. Er bildet kein genaues Abbild des häutigen Nasenrachenganges, so dass es nicht möglich ist, aus der Gestalt des knöchernen Rückschlüsse auf jene des häutigen Ductus zu ziehen.

4. Der praesumptive Ductusraum entsteht nicht als Teil einer primären Mundhöhle. Die Ductusanlage wird durch dorsale Aufwölbung des caudal der ursprünglichen Choanen liegenden medialen Munddachabschnittes gebildet; der definitive Gaumen liegt in derselben Ebene wie das ursprüngliche Munddach. Daraus ergeben sich als Folgerungen:

der Gaumen der Krokodile ist von Anfang an ein sekundärer;
die Mundhöhle ist von Anfang an eine sekundäre;
die epitheliale Anlage des Ductus ist einem Teil der epithelialen Anlage des sekundären Mundhöhlendaches homolog.

Es bestehen also hinsichtlich der Ductus- und Gaumenentwicklung gegenüber den Säugern grundlegende Unterschiede.

5. Der Gaumenabschnitt rostral der ursprünglichen Choanen entwickelt sich durch Verwachsung der embryonalen Nasenfortsätze und ist dem auf gleiche Weise entstehenden Abschnitt des rostral der ursprünglichen Choane liegenden Säugergaumens zu vergleichen.

6. Der Gaumen der Krokodile ist also eine kombinierte Dachbildung, deren vorderer Abschnitt Gemeinsamkeiten mit andern Tetrapoden aufweist.

7. Die crocodiltypischen Eigenheiten der Mundhöhlenentwicklung machen eine neue Terminologie der Choanen notwendig. Primäre Choanen als direkte Mündungen der Nasen- in eine primäre Mundhöhle sind bei *Crocodylus* nicht vorhanden; die ontogenetisch frühesten Choanen sind Mündungen der Nasen- in eine sekundäre Mundhöhle; sie werden als sekundäre Choanen

bezeichnet. Diese ontogenetisch zuerst ausgebildeten Choanen werden auch ursprüngliche Choanen genannt.

Die Mündungen des Ductus nasopharyngeus in die sekundäre Mundhöhle werden nach dem Vorschlag von KAELIN als tertiäre Choanen bezeichnet; paarige tertiäre Choanen sind die Mündungen des Ductus anterior; der Ductus posterior mündet embryonal als unpaare tertiäre Choane in die sekundäre Mundhöhle.

8. Der Ort der ursprünglichen Choane, zugleichUrspr ung des Ductus anterior, bleibt embryonal konstant. Er liegt im Anfangsteil des Vomer, ungefähr an der Grenze zwischen Maxillare und Palatinum.

Der knöcherne Nasenrachengang des adulten Tieres beginnt an derselben Stelle. Infolgedessen kann die Ductuslänge als Abstand zwischen der Maxillo-Palatinalnaht und dem rostralen Choanenrand bestimmt werden.

9. Die Knochenentwicklung erfolgt etappenweise. Am frühesten sind die Anlagen der Pharynxstützen vorhanden; erst dann entstehen die Ductus- und Gaumenelemente.

Die meisten Ductus-, Gaumen- und Pharynxelemente werden als Verstrebungen angelegt, welche erst relativ spät flächig werden. Die horizontalen knöchernen Gaumenfortsätze des Praemaxillare, Maxillare, Palatinum und Pterygoid entwickeln sich in Kontinuität mit der ersten Anlage.

10. Knöcherne Ductuselemente sind der Vomer und das Palatinum; Palatinum und Pterygoid sind Gaumen- und Ductuselemente zugleich; lediglich als Gaumenstützen dienen Praemaxillare, Maxillare und Transversum.

Das Pterygoid, der Proc. infrapolaris und während einer kurzen Zeit und nur embryonal das Parasphenoid haben die Abstützung des Pharynx zur Aufgabe.

Der Vomer spielt in der Ontogenese von *Crocodylus* nur die Rolle eines Ductusseptums und -daches. Seine Ausdehnung ist auf den caudalen Abschnitt der Ethmoidalregion beschränkt.

11. Der sekundäre Gaumen der Krokodile unterscheidet sich also auch hinsichtlich seiner knöchernen Zusammensetzung von jenem der Säuger. Er ist ausserdem in seiner ganzen Ausdehnung verknöchert, während der rostral der Choane liegende Abschnitt der Säuger als weicher Gaumen ausgebildet ist.

2. TEIL

ENTWICKLUNG DES NEUROCRANIUMS

EINLEITUNG

Der knöcherne Hirnschädel von *Crocodylus* kann nur vom Primordialcranium und dieses wiederum nur von seinen ersten ontogenetischen Anfängen her verstanden werden. Deshalb soll die Entwicklung des neurocranialen Knorpelschädels möglichst vollständig zur Darstellung kommen.

Zur Interpretation des adulten Schädels sind ausser den Einsichten in den Werdeprozess seiner Hartstrukturen auch Kenntnisse über die Entwicklung der intertympanalen und pneumatischen Höhlen- und Kanalsysteme notwendig. Denn sie kennzeichnen den Schädel in einer für die Crocodilia spezifischen Weise. Die Bildungen dieser beiden Systeme werden aber nur in vereinfachender Übersicht beschrieben. Über Einzelheiten orientieren die Tabellen 10 und 12 und die Abb. 28.

Parkers (1885) Darstellung des Chondrocraniums umfasst das Studium eines umfangreichen Materials. Die Sicherheit der Einzelaussagen ist von der vorwiegend makroskopischen Methode her zwar eingeschränkt, aber doch so gross, dass die Arbeit eine wertvolle Vergleichsbasis darstellt.

Shino (1914) führt Parkers Untersuchung mit verbesserter Technik weiter. Seine ausgezeichnete Darstellung gründet sich auf das mikroskopische Studium von *Crocodylus porosus* Schneid. Die in Wachs ausgeführte Rekonstruktion des Chondrocraniums eines Embryos von 13 mm Kopflänge stellt die Verhältnisse des Stadiums 59 n. Voeltzkow dar: das Primordialcranium hat seine optimale Ausbildung erreicht; die Deckknochenelemente sind fast alle in Entwicklung begriffen; die Ersatzknochenbildung steht unmittelbar bevor.

Mit der Beschreibung eines voll entwickelten Chondrocraniums kann aber noch nichts über dessen Genese ausgesagt werden. Um den ontogenetischen Werdeprozess erfassen und damit die endgültige Gestalt voll verstehen zu können, ist die Darstellung und Beschreibung einer Stadienreihe notwendig.

TABELLE 4

Übersicht über die der Bearbeitung des Chondrocraniums zugrunde liegenden Arten und Stadien. Masse: Kopflänge in mm. Die dick umrandeten Felder enthalten Angaben über die Köpfe rekonstruierter Chondrocranien

PARKER 1885	KESTEVEN 1957	In dieser Arbeit
		Croc. porosus Schneid. 8,5 mm Stad. 1, 53 n. VOELTZKOW
		Croc. cataphractus Cuv. Stad. 2, 55 n. VOELTZKOW
Alligator mississ. Daud. 6,3 mm Stad. 56 n. VOELTZKOW		
		Croc. nilot. Laur., 6,5 mm Stad. 3, 57/1 n. VOELTZKOW
	Croc. porosus Schneid., 10 mm Stad. 57/2 n. VOELTZKOW	
Alligator miss. 8,6 mm Stad. 58 n. VOELTZKOW		*Croc. cataphractus*, 7,8 mm Stad. 4, 58 n. VOELTZKOW
		Croc. porosus Schneid. 8 mm Stad. 5, 58 n. VOELTZKOW
		Croc. cataphractus 7,9 mm Stad. 6, 58 n. VOELTZKOW
		Croc. cataphractus 12,5 mm Stad. 6, 58 n. VOELTZKOW
		Croc. cataphractus 10,8 mm Stad. 7, 58 n. VOELTZKOW
Croc. palustris 15 mm Stad. 60 n. VOELTZKOW	*Croc. porosus* Schneid., 13 mm Stad. 59 n. VOELTZKOW	*Croc. cataphractus* 12,7 mm Stad. 8, 59 n. VOELTZKOW 18,8 mm
Croc. palustris 21 mm Stad. 61 n. VOELTZKOW		*Croc. cataphractus* 15,8 mm Stad. 9, 61 n. VOELTZKOW
Alligator miss. 23 mm Stad. zwischen 61 und 62		*Croc. cataphractus* 20,6 mm Stad. 10, 61 n. VOELTZKOW 20 mm
Croc. palustris 29 mm Stad. 62 n. VOELTZKOW		*Croc. cataphractus* 30 mm Stad. 11, 62 n. VOELTZKOW
Croc. palustris 41 mm Stad. 63 n. VOELTZKOW		*Croc. cataphractus* 47 mm Stad. 12, 63 n. VOELTZKOW

Eine Arbeit, die sich mit dem Chondrocranium eines 10 mm langen Kopfes von *Crocodylus porosus* beschäftigt, erschien erst 1957 von Kesteven L. Der Embryo dürfte einem Stadium 57 n. Voeltzkow entsprechen.

Das mir zur Verfügung gestellte Material enthielt noch jüngere Embryonen. Es ist mir deshalb möglich, die nach unten bestehenden Lücken zu verkleinern.

Dem Studium der frühembryonalen Entwicklung des Neurocraniums dienten die Stadien 1—4. Da das Material im hintern Kopfabschnitt beschädigt war, musste ich mich in den Rekonstruktionen mit der Darstellung der praeoticalen Region begnügen. Die Stadien 5—12 dienten vor allem der Untersuchung der Ersatzknochenentwicklung und des intertympanalen Systems. In der folgenden Tab. 4 ist das bis heute zur Bearbeitung des Chondrocraniums beschriebene Material zusammengestellt. Die dick umrandeten Felder enthalten Angaben für die Köpfe rekonstruierter Chondrocranien.

Über die fünf Kartonrekonstruktionen orientiert Tab. 5.

Die Rekonstruktionen von Stadium 2 und 4 lassen einen deutlichen Entwicklungsunterschied zwischen rechter und linker Seite erkennen. Für beide Fälle wurde in der Abbildung die linke Hälfte dargestellt; auf die differenziertere rechte Seite wird aber im Text verwiesen.

Tabelle 5

Rekonstruktionen des Neurocranium

Stadium	Region	Vergrösserung
Stadium 2 (55 n. Voeltzkow)	praeoticale Regionen	80 ×
Stadium 3 (57 n. Voeltzkow)	praeoticale Regionen	53⅓ ×
Stadium 4 (58 n. Voeltzkow)	preaoticale Regionen	53⅓ ×
Stadium 7 (58 n. Voeltzkow)	Ethmoidal- und Trabekelregion	33⅓ ×

Der Beschreibung der verschiedenen Entwicklungsstadien sei in Tab. 6 eine Übersicht über jene verwendeten Termini vorausgeschickt, für die in der Literatur auch Synonyma gebraucht werden.

TABELLE 6

Für die Beschreibung des Chondrocraniums verwendete Termini, soweit sie Synonyma haben

Region, in welcher das Element liegt	Verwendeter Terminus	Andere Bezeichnung
Regio ethmo-orbitalis	Planum antorbitale	Lamina orbitonasalis
Regio orbitalis	Planum supraseptale	Orbitosphenoid
	Planum supraseptale + Septum interorbitale	Ethmosphenoidalplatte
Regio temporalis	Pila antotica	Pila prootica
	Laterosphenoid	Pleurosphenoid Sphenolateralplatte

Das primordiale Laterosphenoid entwickelt sich in seinem ganzen Umfang zum gleichnamigen Knochenelement des adulten Schädels. Infolgedessen ist die Sonderung von HUENES (nach VERSLUYS 1936) in knorpelige Sphenolateralplatte und knöchernes Laterosphenoid überflüssig. Ich verwende den Terminus Laterosphenoid sowohl für die knorpelige Anlage wie für die aus ihr sich entwickelnde Ersatzverknöcherung.

Seit einiger Zeit divergieren die Meinungen bezüglich der Zugehörigkeit einzelner Elemente zum Neurocranium. Verschiedener Ansicht sind die Autoren hinsichtlich der Trabecula. DE BEER (1937), PIVETEAU (1955) und andere rechnen dieses Element mit guter Begründung zum Viszeralcranium; andere halten an der Ansicht fest, die Trabekel gehörten zum Neurocranium. GOODRICH (1930) hält sie für eine Struktur sui generis. Die Befunde bei *Crocodylus* scheinen die viszerale Herkunft der Trabekel zu bestätigen; die Elemente werden aus morphologischen Gründen im Zusammenhang mit dem Neurocranium beschrieben.

I. ENTSTEHUNG UND DIFFERENZIERUNG DES KNORPELIGEN NEUROCRANIUMS

I. Beschreibung der Stadien

1. *Stadium 1* (53 n.V.) *Crocodylus porosus* Schneid.

Der jüngste der verarbeiteten Embryonen (Abb. 16) weist die Gestalteigentümlichkeiten auf, die nach Voeltzkow (1902) bei der Eiablage vorhanden sind. Es sind gut entwickelte Branchialbogen festzustellen, Scheitel- und Nackenbeuge sind ausgebildet, die Gliedmassen in linsenförmiger Anlage begriffen.

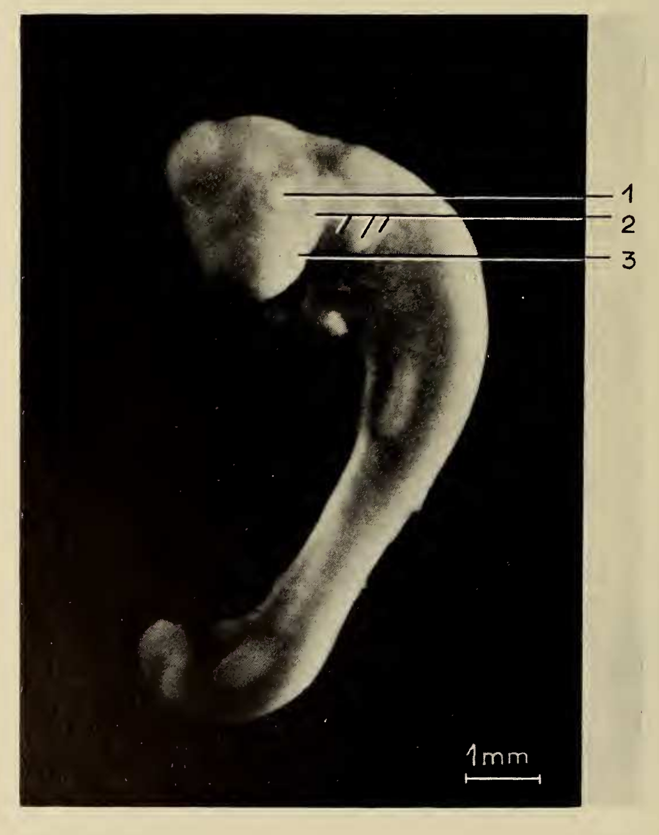


Abb. 16.

Crocodylus porosus Schneid., Stadium 1.
1. Augenanlage. 2. Schlundbogen. 3. Riechplakode.

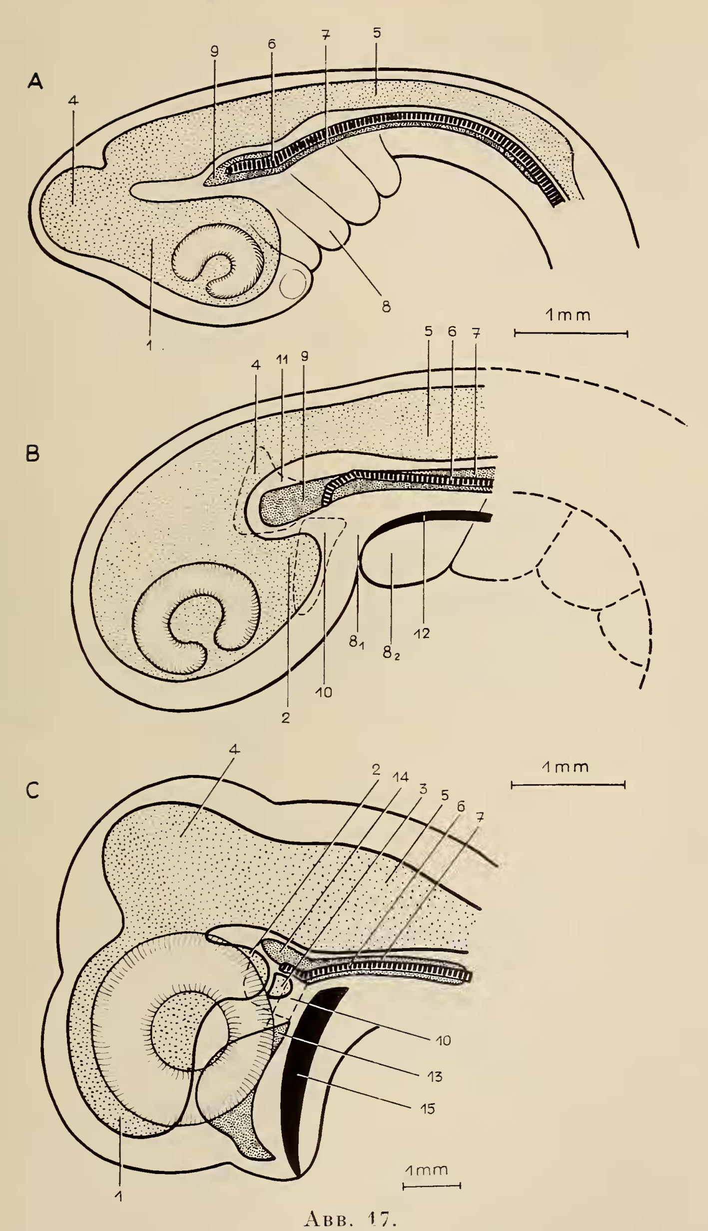


ABB. 17.

Lokalisierung des Neurocraniums.

Stadium 1 (A), 2 (B) und 3 (C) sind so gezeichnet, dass die Mundhöhle in ihrer medialen, die Hirnabschnitte in ihrer lateralen Ausdehnung zu sehen sind; die medialen Teile des Neurocraniums sind mit ausgezogener, die lateralen mit punktierter Umrisslinie dargestellt.

1. Vorderhirn.
2. Diencephalon.
3. Hypophyse.
4. Mesencephalon.
5. Myelencephalon.
6. Chorda dorsalis.
7. Basalplatte.
8. Erster Schlundbogen.

8_1. Maxillarfortsatz des ersten Schlundbogens.

8_2. Mandibularfortsatz des ersten Schlundbogens.

9. Cartilago acrochordalis.
10. Trabecula baseos und Cartilago polaris.
11. Pila antotica.
12. Anlage der Mundhöhle.
13. Septum interorbitale.
14. Crista sellaris.
15. Mundhöhle.

Abb. 17 A zeigt das Chondrocranium in seinen ersten Anfängen. Die Chorda wird ventral und lateral von Vorknorpel umgeben; der prae- chordal liegende vorknorpelige Abschnitt stellt die Anlage der Cartilago acrochordalis dar. Die dem Gehirn zugewandte Chordafläche wird in ihrer grössten Ausdehnung nur von Bindegewebe bedeckt. Laterocaudal sind an der zukünftigen Parachordalplatte deutlich drei Segmente zu unterscheiden, während der übrige Abschnitt bereits einheitlich ist.

Seitlich am Mittelhirn bildet jederseits eine Verfestigung von Bindegewebe die Anlage der künftigen Pila antotica. Es ist auf diesem Stadium nicht festzustellen, ob die Pila isoliert oder in Zusammenhang mit der Cartilago acrochordalis entstehen wird.

2. *Stadium 2*

Der zweitjüngste Embryo entspricht ungefähr dem Stadium 55 nach Voeltzkow; die Parallelisierung ist etwas schwierig, weil als Material nur der bis über den ersten Schlundbogen reichende vordere Kopfabschnitt in schlecht fixiertem Zustand zur Bearbeitung vorlag. Um den Habitus dennoch erfassen zu können, wurde vom Kopf eine Rekonstruktion in 30-facher Vergrösserung hergestellt. Die Beschreibung der Nasen- und Schlundbogenfortsätze erfolgte auf Seite 198.

Abb. 17 B ist eine mit Hilfe der Querschnitte gewonnene grafische Rekonstruktion. Der fehlende Kopfteil wurde in punktierter Ausführung nach Voeltzkow ergänzt.

Das Chondrocranium (Abb. 18) enthält jetzt neben Parachordalplatte und Pila antotica paarige Trabeculae. Die Parachordalplatte schliesst die Chorda dorsalis noch immer nicht vollständig ein; so liegt die Chorda dorsal und ventral auf eine kurze Strecke frei. Der Winkel zwischen Trabekel- und Parachordalachse misst etwa 125 Grad. Eine Fenestra basicranialis posterior ist schon auf diesem frühen Stadium nicht vorhanden. Die Cartilago acrochordalis hat sich gegenüber Stadium 1 erheblich vergrössert. Sie bildet mit der Pila antotica beider Seiten eine Halbschale, welche die Basis des Mittelhirns zu umschliessen beginnt. Der dort entspringende N.III muss deshalb den Knorpel durchqueren, um die Augenmuskeln zu erreichen. Dies geschieht in einem an der Basis der Pila antotica von mediorostral nach laterodorsal führenden Kanal. Die Trabeculae entstehen im Bereich der

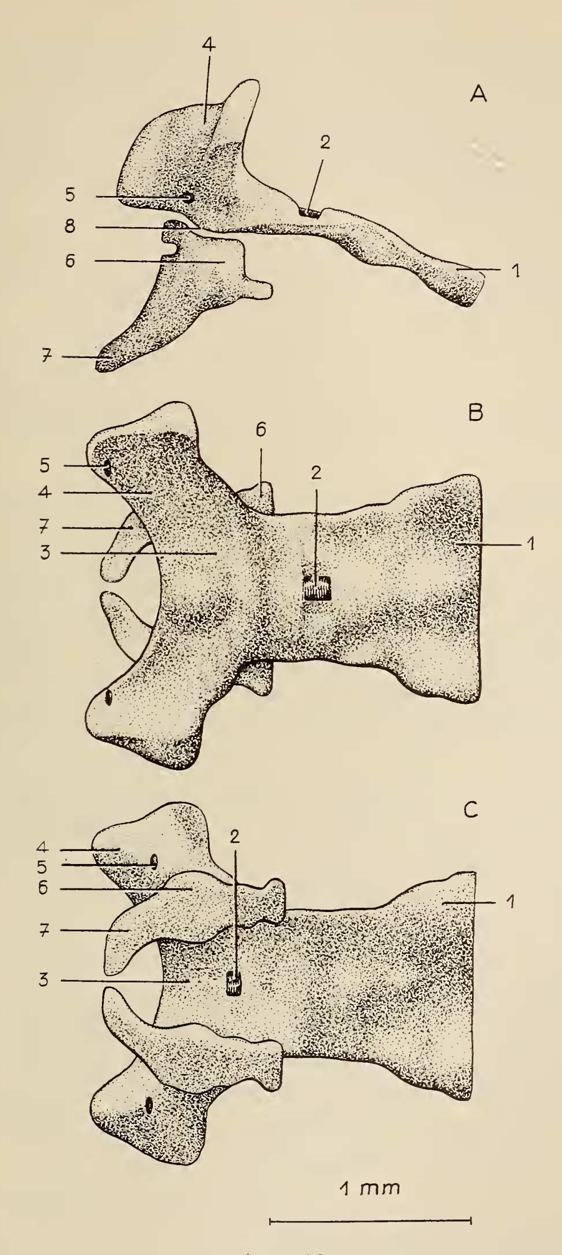


ABB. 18.

Neurocranium des Stadiums 2 (55 n. VOELTZKOW) von *Crocodylus cataphractus*. Nach einer in 80-facher Vergrösserung angefertigten Plattenrekonstruktion gezeichnet.

A Lateralansicht; B Dorsalansicht; C Ventralansicht.

1. Parachordalplatte.
2. Chorda dorsalis.
3. Cartilago acrochordalis.
4. Pila antotica.
5. Kanal für den N. oculomotorius.
6. Polknorpel.
7. Trabecula baseos.
8. Lücke für die Arteria ophthalmica.

Oberkieferfortsätze des ersten Schlundbogens und umwachsen als isoliert angelegte, halbmondförmige Spangen das Diencephalon. Von seitlich caudal nach medioventral absteigend, nähern sie sich medial, ohne sich aber zu treffen. Caudal und rechts sind Trabekel- und Akrochordalteil in der Länge eines einzigen Schnittes verwachsen.

Polknorpel sind nicht mit Sicherheit festzustellen. Ihre Existenz scheint aber aus folgenden Gründen wahrscheinlich:

1. Bestehen die sog. Trabekel aus zwei morphologisch sich voneinander abhebenden Teilen: aus einer caudalen, vertikal stehenden, massiven Platte und aus einer schmalen rostralen Spange.

2. Die Beziehungen des caudalen Abschnitts zu andern Elementen des Chondrocraniums entsprechen den Beziehungen eines Polknorpels. Es handelt sich um das Lageverhältnis zu zwei Fortsätzen, die erst auf Stadium 4 (Abb. 21) klar in Erscheinung treten. Der eine liegt ventral vom fraglichen Element. Shino (1914) beschrieb ihn als Processus basitrabecularis. de Beer (1937) nannte ihn Proc. infrapolaris. Er stützte sich dabei auf die rostrocaudade Wachstumsrichtung des Fortsatzes und auf dessen ventrale Lage gegenüber N. palatinus und Arteria carotis interna.

Dem dorsal des fraglichen Elementes verlaufenden Fortsatz sind die Eigenschaften eines Proc. suprapolaris eigen: er liegt lateral der Hypophyse, dorsal der Arteria ophthalmica und ist mit der Cartilago acrochordalis und der Trabecula baseos verbunden.

3. Das fragliche Element liegt seitlich des Akrochordalknorpels, also im Gebiet der Transversalkommissur, aus deren lateralem Teil in andern Fällen die Polknorpel entstehen. Aus diesen Gründen dürfte es ziemlich wahrscheinlich sein, dass es sich beim caudalen Abschnitt der sog. Trabekel um einen Polknorpel handelt, der entweder bereits mit den Trabekeln verwachsen oder dann in Kontinuität mit ihnen entstanden ist.

Während von diesem Stadium eine Rekonstruktion nach der eingangs erwähnten Plattenmethode hergestellt und zur Kontrolle eine grafische Rekonstruktion gezeichnet wurde, dienten zwei weitere Köpfe desselben Stadiums als Vergleichsobjekte. Der Vergleich ergibt:

das Chondrocranium des Stadiums 2 besteht noch vollständig aus Vorknorpel;

die Trabekel reichen im fortgeschrittensten Stadium bis zur Augenmitte. In einem der drei Individuen sind die Trabeculae im vordersten Abschnitt durch eine Intertrabecula verbunden. Sie sind durch ein morphologisch gut abgehobenes Zwischenstück, wahrscheinlich eine Cartilago polaris, mit dem Akrochordalknorpel verwachsen. Das Zwischenstück stösst dabei von ventral an die Unterseite der Cartilago acrochordalis.

Die Chorda dorsalis ist noch nicht vollständig in die Parachordalplatte eingeschlossen.

Von den Sinneskapseln sind in einem der Embryonen Inseln der künftigen Capsula auditiva festzustellen.

Das Chondrocranium von *Crocodylus* ist auf diesem Stadium jenem der Vögel sehr ähnlich, wenn mit den Angaben über *Anas* von de Beer (1937), über *Struthio* von Lang (1955) und Brock (1937) verglichen wird. Später wird die Ähnlichkeit verdeckt durch die massige Ausbildung der Elemente und die ganz andern kinetischen Verhältnisse.

Die Übereinstimmung betrifft sowohl die zeitliche Aufeinanderfolge der Elemente als auch deren Anordnung.

Bei *Anas* entwickeln sich nacheinander Pila antotica, Parachordalplatte, dann ungefähr gleichzeitig Trabecula, Polknorpel und Processus suprapolaris. Bei *Crocodylus* sind ebenfalls Parachordalplatte und Pila antotica die ersten Elemente des Primordialcraniums; die Parachordalplatte ist jedoch in der Entwicklung voraus. In Stadium 2 von *Crocodylus* sind, in Übereinstimmung mit *Anas*, Trabekel, Polknorpel und Proc. suprapolaris vorhanden. Die Anordnung der Elemente im Raum stimmt auffällig überein mit den Verhältnissen beim 144-Stunden-Stadium von *Anas*. Die Beziehungen der chondrocranialen Elemente zu N. oculomotorius und Arteria ophthalmica sind dieselben.

3. *Stadium 3* (57 n. V.)

In Stadium 3 (Abb. 19) haben sich die Trabekel rostral zu einer Trabecula communis vereinigt, die sich in das auffallend mächtige

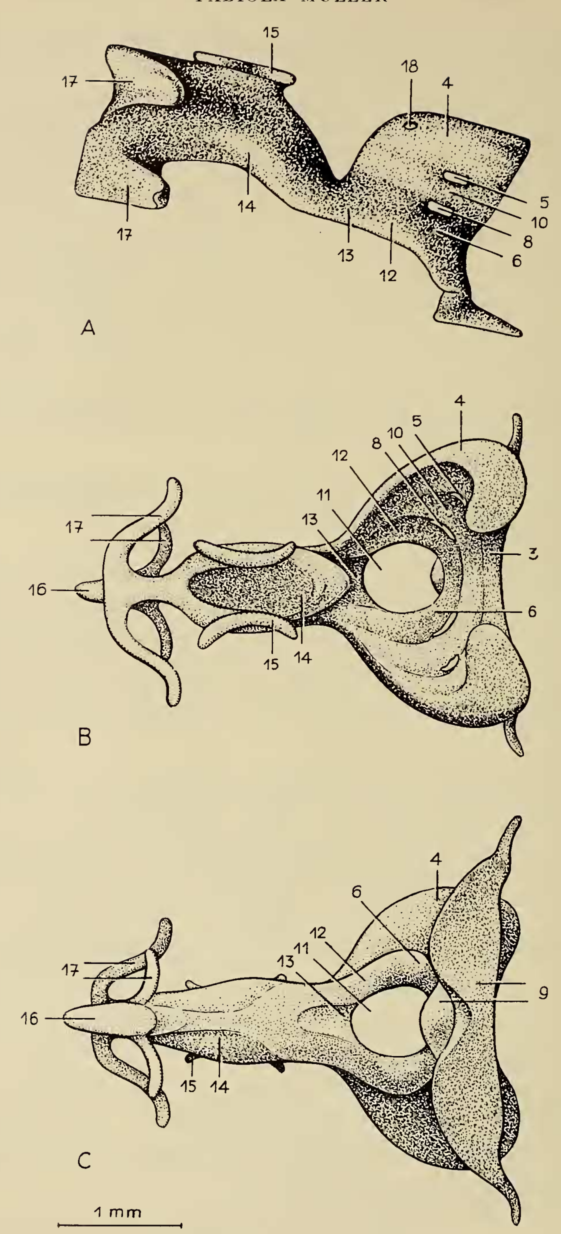


ABB. 19.

Neurocranium des Stadiums 3 (57 n. VOELTZKOW) von *Crocodylus cataphractus*. Nach einer in 53-facher Vergrösserung angefertigten Plattenrekonstruktion gezeichnet (nur bis zur Regio otica reichend).

A von lateral; B von dorsal; C von ventral.

3. Crista sellaris.
4. Pila antotica.
5. Öffnung für den N. oculomotorius.
6. Polknorpel.
8. Öffnung für die Arteria ophthalmica.
9. Basalplatte (trägt seitlich noch die Anfänge der Pars cochlearis).
10. Anlage für den Processus suprapolaris.
11. Fenestra basicranialis anterior.
12. Trabecula baseos.
13. Trabecula communis.
14. Septum interorbitale.
15. Erste Anlage des Planum supraseptale.
16. Septum nasi.
17. Anlagen der Nasenkapsel.
18. Öffnung für den N. trochlearis.

Septum interorbitale fortsetzt. Dieses schiebt sich dann zwischen die Nasenhöhlen. Rostral der Trabecula communis ist das Septum ventrodorsad eingebogen. Im Raum darunter entwickelt sich der praesumptive Bereich für den vorderen paarigen Ductus nasopharyngeus. Auch in Stadium 4 ist das Septum in der beschriebenen Weise aufgebogen, während es später horizontal verläuft, wie dies Sagittalschnitte und auch die Rekonstruktion von Shino (1914) zeigen.

Auf diesem Stadium ist erstmals die Hypophysengrube vorhanden: zwischen der Pila antotica beider Seiten erhebt sich die mächtig in die Höhe gewachsene Crista sellaris als caudaler Abschluss; zur seitlichen Begrenzung der Hypophyse gehören ausser den Pilae antoticae caudal die Polknorpel und rostral die Trabeculae. Als vordere Begrenzung dient die Trabecula communis. Die Pila antotica hat sich gegenüber Stadium 2 rostrad verlängert; dadurch reicht ihr gegen die Trabekelebene abfallender Rand bis zum Interorbitalseptum. Ihr dorsad gerichtetes Wachstum macht die Entstehung eines Foramens für den Durchtritt des N. trochlearis notwendig. Nach seinem Ursprung im Mittelhirn zieht dieser Nerv dorsal des caudalen Abschnittes der Pila antotica rostrad, tritt dann schräg abwärtssteigend ins Chondrocranium ein und zieht medial vom Oberrand der Pila antotica und lateral des N. oculomotorius und der Arteria carotis interna weiter rostrad (Abb. 23B). Der N. IV verlässt das Chondrocranium durch die Öffnung nahe dem Vorderrand der Pila nach lateral.

Von den übrigen Oeffnungen in der Pila antotica entspricht die obere der Mündung des Knorpelkanals, der bereits in Stadium 2 ausgebildet war. Sie dient dem Austritt des N. III, der, nach seinem Ursprung an der Basis des Mittelhirns zuerst ventrad absteigend, das Chondrocranium dann nach lateral verlässt. Durch das untere Fenster zweigt als Ast der Arteria carotis interna die A. ophthalmica nach aussen ab. Die Lücke zwischen Septum interorbitale und Pila antotica (Abb .19 A) entspricht dem Gebiet der späteren Fenestrae optica, metoptica und epioptica. Laterocaudal der Pila antotica, an der Stelle der künftigen Fenestra prootica, liegt das mächtige Trigeminus-Ganglion. Sein caudalster Teil grenzt unmittelbar an die Tuba Eustachii.

Kesteven (1957) bezeichnet in seiner Rekonstruktion die Pila antotica von *Crocodylus porosus* Schneid. als Alisphenoid. Die weitere

Entwicklung des Chondrocraniums zeigt indessen, dass diese Namengebung unzulässig ist. Die Pila antotica als Teil des späteren Laterosphenoid bleibt während der ganzen Ontogenese primäre Hirnwand; das Alisphenoid der Säuger hingegen stellt nach Piveteau (1955) und andern Autoren die Begrenzung des Cavum epiptericum dar und ist damit Bestandteil einer sekundären Hirnkapsel. Als Homologon zum Epipterygoid der Reptilia ist das Alisphenoid der Säuger zudem viszeraler Herkunft. Die unrichtige Bezeichnung der Pila antotica der Crocodilia als eines Alisphenoids kommt der Nichtbeachtung eines grundlegenden Unterschiedes zwischen Reptil- und Säugerschädel gleich. Der Terminus Alisphenoid muss für die Säuger reserviert bleiben.

Was am Chondrocranium des Stadiums 3 beim Vergleich mit Stadium 2 besonders auffällt, ist die fast rechtwinklige Abknickung der Basalplatte und der Ohrkapsel zum übrigen Chondrocranium (Abb. 24). Leider fehlten in der Regio otica zwei mal zwei Schnitte, so dass die Rekonstruktion dieser Gegend nicht möglich war.

An der Oberseite des mächtigen Septum interorbitale beginnen als zwei schmale, gegen die Augen konkave Spangen, die erst 90μ dicken Anlagen des Planum supraseptale sich abzuheben. Von den Sinneskapseln ist die Capsula auditiva am besten ausgebildet. Den obern Teil der Nasenhöhle von rostral deckend (Abb. 19), hat sich ein Teil des künftigen Tectum nasi der Nasenkapsel gebildet. Auch der Boden der Nasenkapsel beginnt sich in der Anlage des Processus paraseptalis zu entwickeln. Die Augkapseln sind noch im Entstehen.

4. *Stadium 4* (58 n. V.)

Der im folgenden beschriebene Embryo entspricht einem frühen Stadium 58 n. Voeltzkow (Abb. 20). Der vorher fast kugelige Kopf ist jetzt in der Ethmoidalregion leicht verlängert. In den paddelförmigen Extremitäten sind die Finger- und Zehenstrahlen zwar entwickelt, aber noch nicht sichtbar. Das Chondrocranium dieses Embryos (Abb. 21) soll nur soweit beschrieben werden, als es seine Darstellung als Zwischenstadium zu den Rekonstruktionen des Stadiums 57 n. Voeltzkow einerseits (eigene und Rekonstruktion Kestevens) und zu jener Shinos anderseits erfordert.

Der auffälligste Unterschied gegenüber Stadium 3 ist die Winkeländerung zwischen trabekulärem und parachordalem Chondrocranium (Abb. 24). Vorher war der Trabekel- zum Parachordalteil mit

der Ohrkapsel rechtwinklig abgeknickt und dadurch das Laterosphenoid von der Capsula auditiva getrennt. Jetzt wird die Lücke infolge der Winkelvergrösserung kleiner, sodass Ohrkapsel und



Abb. 20.

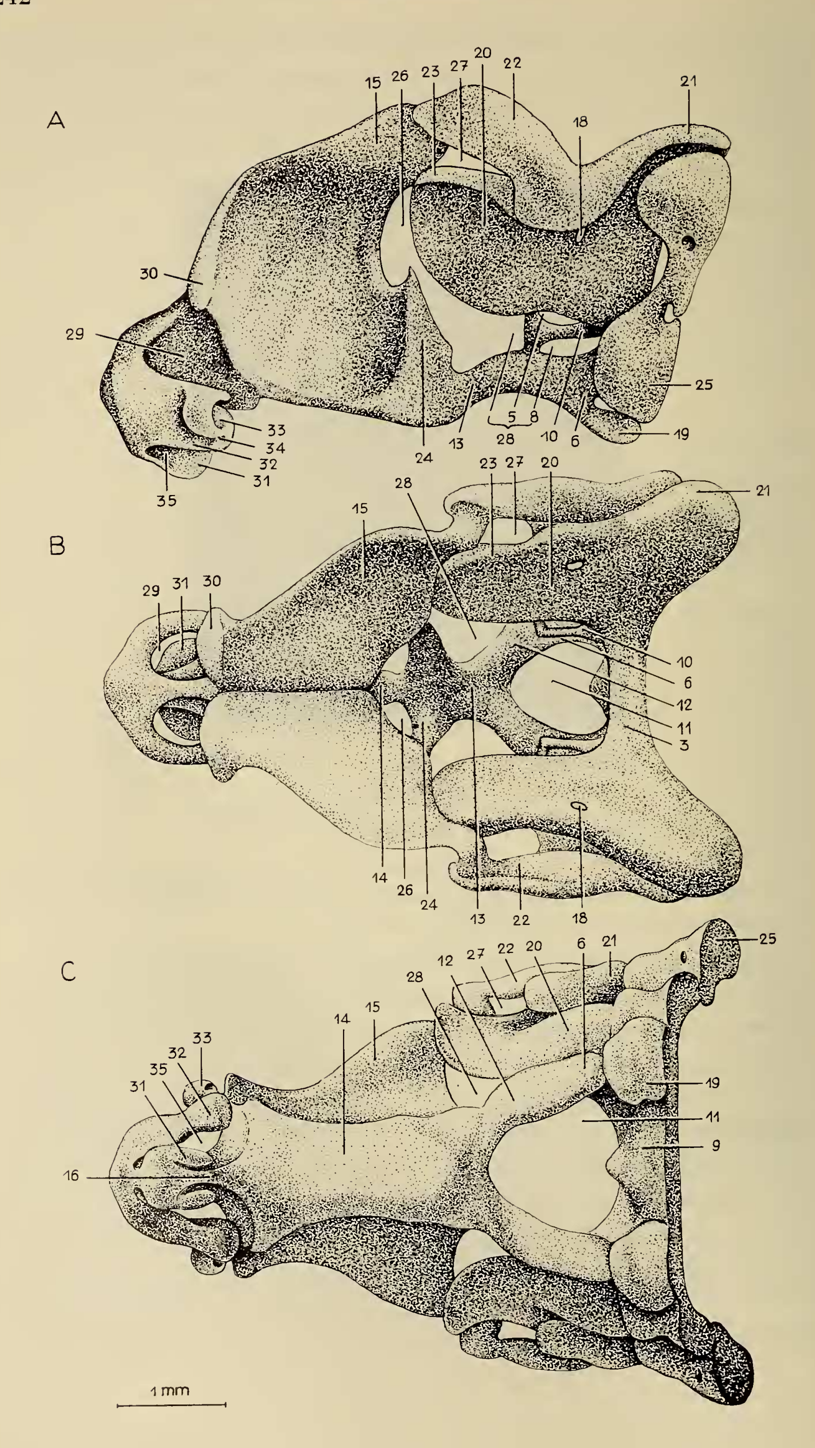
Crocodylus porosus Schneid., Stadium 5

Laterosphenoid miteinander verwachsen können. Dadurch wird der hintere Schädelteil kompakter.

Der Verfestigung der Hirnschale dient auch der Verwachsungsprozess zwischen Planum supraseptale und Laterosphenoid, ein Vorgang, der zugleich für die Fensterbildung verantwortlich ist.

Versluys (1936) liess bezüglich der Krokodile die Frage offen, ob die Fenster anlagemässig oder sekundär entstehen. Die Rekonstruktion zeigt nun deutlich, dass die Fenster zwischen Orbital- und Temporalregion Lücken sind, die bei der Verwachsung des Laterosphenoid mit dem Planum supraseptale offenbleiben. Die Fenster entstehen also anlagemässig.

Vom Endzustand und dem vorliegenden Stadium ausgehend, muss man sich die Fensterbildung in folgenden Schritten denken (Abb. 22):


A
15
26
23
27
20
22
21
18
30
29
33
34
32
31
35
24
13
5
8
28
10
6
19
25
B
28
23
27
20
21
15
29
31
30
10
6
12
11
3
14
26
24
13
22
18
C
25
27
22
20
6
21
12
28
15
14
33
32
35
31
16
19
11
9
1 mm

das Laterosphenoid bildet dorsal einen nach rostral wachsenden Fortsatz: die Anlage der Taenia marginalis;

das übrige Laterosphenoid wächst, sich leicht verjüngend, gegen den mittleren Hinterrand des Planum supraseptale. Es entsteht so die Anlage der Taenia medialis;

vom lateralen hinteren Teil des Septum interorbitale aus, im Übergangsgebiet zur Trabecula communis, entsteht die Pila metoptica und wächst dorsad;

die Taenia marginalis verwächst mit dem oberen Rand des Planum supraseptale; die Taenia medialis verbindet sich rostrad mit dem Planum supraseptale, ventrad mit der Pila metoptica.

Die drei Fenster entstehen also ungefähr gleichzeitig. Links am Chondrocranium (Abb. 21) ist die Taenia marginalis mit dem Planum supraseptale bereits verwachsen. Auf der nicht berücksichtigten rechten Seite sind auch Taenia medialis und Planum supraseptale verschmolzen, so dass nur noch die Verbindung von Pila metoptica und Taenia medialis aussteht.

Zu diesem Befund dürften die Verhältnisse bei den Vögeln vergleichend-anatomisch interessant sein (Abb. 22 F, G). An dem von Lang (1956) rekonstruierten Chondrocranium eines 44 mm langen Struthio-Kopfes weist das Laterosphenoid zwei übereinanderliegende, rostrad wachsende Fortsätze auf. Seitlich der Trabecula commu-

---

Abb. 21.

Neurocranium des Stadiums 4 (58 n. Voeltzkow) von *Crocodylus cataphractus*. Nach einer in 53-facher Vergrösserung angefertigten Plattenrekonstruktion gezeichnet (nur bis zur Regio otica reichend).

A von lateral; B von dorsal; C von ventral.

3. Crista sellaris.
4. Pila antotica.
5. Öffnung für den N. III.
6. Polknorpel.
8. Lücke für die Arteria ophthalmica.
9. Basalplatte.
10. Processus suprapolaris.
11. Fenestra basicranialis anterior.
12. Trabecula baseos.
13. Trabecula communis.
14. Septum interorbitale.
15. Planum supraseptale.
16. Septum nasi.
18. Öffnung für den N. IV.
19. Processus infrapolaris.
20. Laterosphenoid.
21. Lamina parietalis.
22. Taenia marginalis.
23. Taenia medialis.
24. Pila metoptica.
25. Capsula otica (unvollständig).
26. Fenestra optica.
27. Fenestra epioptica.
28. Fenestra metoptica.
29. Fenestra cribrosa.
30. Planum antorbitale.
31. Processus paraseptalis.
32. Concha lateralis anterior.
33. Concha lateralis posterior.
34. Sulcus terminalis.
35. Fenestra narina.

nis entspringt ein Pfeiler, der meines Erachtens der Pila metoptica vergleichbar ist. Lang schreibt von den erstgenannten Fortsätzen zwar, sie seien als Rest der Supraseptalplatten zu deuten (1956, pg. 179). Da zwischen frühen Vogel- und *Crocodylus*-Schädelstadien ganz allgemein grosse Ähnlichkeit besteht, legt die Ontogenese der Fensterentstehung bei *Crocodylus* es nahe, die fraglichen horizontalen Pfeiler als Reste des Laterosphenoids zu interpretieren.

Das Chondrocranium wird durch Hebung der praeparachordalen Kopfregion in seinen Teilen zusammengeschoben und gewinnt an Festigkeit. Von der Winkeländerung unabhängig, aber ungefähr gleichzeitig, erfolgt auch im rostralen Primordialschädel eine Konsolidierung und zwar durch die bessere Verbindung von Eth-

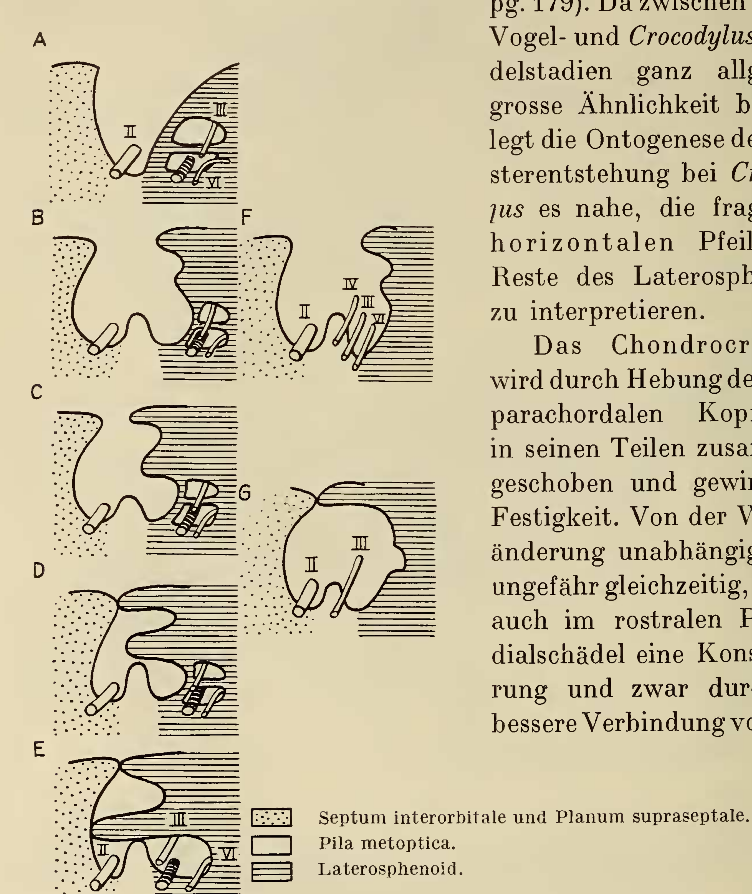


Abb. 22.

Fensterbildung im Neurocranium von *Crocodylus*.
A-E Stadien von *Crocodylus* (A Stadium 3, B-D Stadium 4, E Stadium 9); F *Struthio camelus* (nach Lang 1956); G *Anas boschas* (nach de Beer 1937).

moidal und Orbitalregion. Die in Stadium 3 etwas isoliert, wenn auch in Verbindung mit dem übrigen Chondrocranium angelegte Nasenkapsel wird mittels eines dicken Planum antorbitale (Abb. 21) an die Orbitalregion geschweisst. Diese von rostroventral nach caudo-

dorsal gestellte Platte bildet zugleich die caudale Begrenzung der Nasenkapsel.

Die Nasenkapsel selbst ist gegenüber Stadium 3 kompakter gebaut. Bestanden dort erst Anfänge für Solum und Tectum nasi, so werden jetzt Boden und Dach der Kapsel vervollständigt und zugleich die Anlagen der Conchae entwickelt. Die Concha lateralis posterior ist nach caudal noch offen; ein Aditus conchae wird erst in Stadium 7, einem etwas älteren Stadium 58 n.V., ausgebildet.

Die Morphogenese der Conchae wurde von Bertau (1935) ausführlich dargestellt; eine eingehendere Beschreibung erübrigt sich deshalb.

Durch Verlängerung des Septum nasi ist in dem erwähnten Stadium 7 ausserdem ein Processus praenasalis entstanden, eine Bildung, die für die Ethmoidalregion der Vögel typisch ist. Erwähnenswert ist sodann die Existenz eines Processus paraseptalis, Dieser Fortsatz wird bekanntlich in Verbindung mit dem Organon vomeronasale genannt. Über das Vorkommen des letzteren bei den Krokodilen wurde schon öfters diskutiert. Parson (1958) braucht das Vorhandensein des Jacobsonschen Organs und die Ausbildung von Nasenmuscheln sogar als Kriterium für seine systematische Umgruppierung der Reptilien in Eureptilia und Parareptilia. Für die Krokodile nimmt er dabei die Existenz eines Organon vomero-nasale an. Ich konnte ein derartiges Organ in den bearbeiteten Stadien nicht feststellen.

Wichtig sind gegenüber den Nachbarstadien sodann die Proportionsänderungen. Die Orbitalregion hat an Länge verloren, während die Temporalregion in ihrer Ausdehnung konstant bleibt. Für die Regio ethmoidalis ist ein bedeutendes positiv allometrisches Wachstum festzustellen.

In Stadium 4 entsteht ein Element, das ventrocaudal an jedem Polknorpel entspringt, der Ohrkapsel anliegt und in Stadium 3 auch als Anlage noch nicht festzustellen ist. de Beer (1937) hat den Fortsatz wegen seiner Beziehungen zu N. palatinus und Arteria carotis interna als Proc. infrapolaris bezeichnet, obwohl bis dahin eine Cartilago polaris für Crocodylus noch nicht nachgewiesen worden und der Terminus deshalb nur von der Lage des Fortsatzes zu Nerven und Blutgefässen begründet war. Nach den Befunden von Stadium 2 dürfte die Existenz eines Polknorpels wahrscheinlich und de Beers Namengebung auch in Hinsicht auf die chondro-

cranialen Elemente gerechtfertigt sein. Der Fortsatz verknöchert später zu dem Element, das bis jetzt als Basitemporale beschrieben wurde und dürfte deshalb Interesse beanspruchen. Seine Benennung ist uneinheitlich: Shino (1914) braucht die Bezeichnung Proc. basitrabecularis; de Beer nennt ihn, wie erwähnt, Proc. infrapolaris, der dem Proc. basitrabecularis der Trabekel entspringe; Kesteven (1957) verwendet den Terminus Proc. infrapolaris; Simonetta spricht gleichzeitig von einem Proc. basipterygoideus und einem Proc. infrapolaris.

Es herrscht in der Benennung der Schädelbasisfortsätze aber nicht nur hinsichtlich der Krokodile, sondern allgemein einige Unklarheit. Sie wird vergrössert durch den Umstand, dass die Begriffe Proc. infrapolaris und basitrabecularis einerseits und die Ausdrücke Proc. basitrabecularis und basipterygoideus anderseits synonym verwendet werden. Deshalb sei in Tab. 7 eine knappe Übersicht über die drei Termini und die Unterschiede zwischen den von ihnen bezeichneten Fortsätzen gegeben. Ich verwende die von de Beer für *Crododylus* eingeführte Bezeichnung.

Der Proc. infrapolaris schliesst mit der Schädelbasis einen Canalis parabasalis ein, wie er auch bei andern Reptilien, bei den

Tabelle 7

Termini für die Schädelbasisfortsätze

<table>
<tr><th>Proc. basipterygoideus</th><th>Proc. basitrabecularis</th><th>Proc. infrapolaris</th></tr>
<tr><td colspan="2">Ausdrücke synonym gebraucht von Marinelli, Stadtmüller
Unterschiede:</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="3">Ursprung des Fortsatzes: Basisphenoid</td><td>Ursprung: Trabekelwurzel</td><td>Ursprung: Trabekelwurzel ev. Polknorpel</td></tr>
<tr><td colspan="2">Unterschiede:</td></tr>
<tr><td>1. nach lateral auswachsend
2. anterodorsal vom N. palatinus liegend</td><td>1. nach caudal gerichtet
2. medioventral vom N. palatinus, ventral der Art. carotis interna liegend</td></tr>
</table>

Vögeln und in abgewandelter Form bei den Säugern vorkommt. de Beer (1937) gibt als Inhalt des Parabasal-Kanals von *Crocodylus* neben Arteria carotis interna und N. palatinus die Tuba Eustachii an. Es handelt sich jedoch nicht um die Eustachische Röhre selbst, sondern um einen von ihr ausgehenden und caudorostrad verlaufenden häutigen Auswuchs, der in Stadium 4 allerdings noch nicht vorhanden ist. In späteren Stadien reicht er rostral bis zum Proc. pterygoideus quadrati und besetzt den Raum zwischen Basalplatte und Proc. infrapolaris fast vollständig.

Es bleibt noch die Beschreibung eines Fortsatzes, der nur in dieser Rekonstruktion dargestellt ist und dessen Besprechung für *Crocodylus* erstmals erfolgt; es handelt sich um den Proc. suprapolaris. Die Bezeichnung gilt, wie für den Proc. infrapolaris, unter der Voraussetzung, dass die Trabekel wirklich durch Polknorpel mit der Parachordalplatte verbunden werden. Von lateral der Cartilago acrochordalis ausgehend (Abb. 21B), verläuft der Fortsatz parallel und dorsal vom Polknorpel rostrad, wo er ungefähr an der Grenze zwischen Cartilago polaris und Trabecula baseos mit letzterer verwachsen ist. An gleicher Stelle besteht auch eine Verbindung zur Pila antotica.

Dieser Fortsatz ist in allen Schnittserien der Embryonen zwischen Stadium 57 und 59 n. Voeltzkow, also in den Stadien 4, 5, 6 und 7 voll ausgebildet. Dann beginnt, caudorostrad fortschreitend, seine Rückbildung: in Stadium 8 ist sein vorderster Teil samt Verbindung zur Trabecula baseos und zur Pila antotica noch vorhanden; in Stadium 9 ist der Proc. suprapolaris vollständig verschwunden.

Da die Hirnteile nun überall von Knorpeln umschlossen sind, müssen für die Hirnnerven entsprechende Austrittsöffnungen vorhanden sein. Der Fasciculus opticus passiert die Fenestra optica; der N. III verlässt das Chondrocranium dorsal des Proc. suprapolaris; durch die Lücke ventral dieses Fortsatzes zieht der N. abducens nach lateral; der N. trochlearis verlässt den Hirnraum durch eine Öffnung im Laterosphenoid. Die Fenestra prootica für den N. trigeminus beginnt an der Stelle, wo in der Rekonstruktion der Hinterrand des Laterosphenoid liegt.

Als Zwischenstadium kann dieser Embryo schliesslich auch bezüglich der Hautknochenbildung betrachtet werden. In Stadium 3 hat der Verknöcherungsprozess noch nicht begonnen; im Stadium

59 von SHINO (1914) sind alle Hautknochen mit Ausnahme des Transversum und Parietale in Entwicklung begriffen. Auf den Schnitten des hier besprochenen Embryos jedoch sind eben die allerersten Deckknochenanfänge zu sehen.

5. *Die Stadien 5—12*

Über das Primordialcranium dieser älteren Embryonen kann zusammenfassend folgendes gesagt werden:

> die in Stadium 9 und 10 einsetzende Ersatzknochenbildung verändert die Gestalt des Chondrocraniums nicht. Was an Knorpel aufgelöst wurde, wird in gleichem Ausmass durch Knochenmaterial ersetzt. Beim schlüpfreifen Embryo vom Stadium 12 sind infolgedessen gegenüber dem voll entwickelten Stadium 5 kaum andere als durch positiv oder negativ allometrisches Wachstum bedingte Abweichungen festzustellen.

Eine Gestaltänderung, die vor allem postembryonal eine Rolle spielen wird, bahnt sich in der Verdickung der mittleren Region der Basalplatte an (Abb. 25).

II. DIE DIFFERENZIERUNGSPROZESSE

Der Vergleich der Primordialcranien von zeitlich nur wenig voneinander entfernten Stadien ermöglicht die Feststellung folgender Differenzierungsprozesse:

1. Der Aufgabe des neurocranialen Knorpelschädels gemäss sind jene Gestaltungsprozesse am auffälligsten, die zur Bildung einer Hirnschale und zur Entstehung von Sinneskapseln führen.
2. Weitere Formänderungen stehen mit der Schnauzenhebung in Zusammenhang.
3. In den letzten Stadien wird in der ventraden Verlängerung der Schädelbasis eine Entwicklung angebahnt, die postembryonal intensiv fortgesetzt wird.

1. *Die Entstehung der knorpeligen Hirnkapsel*

a. *Entstehung der Hypophysengrube*

Die Hirnkapsel entwickelt sich aus verschiedenen Teilschalen. Die erste davon ist bereits in Stadium 1 (Abb. 17) und 2 als Ver-

bindung von Pila antotica und Cartilago acrochordalis vorhanden; sie schützt die Basis des Mittelhirns. Ventral der Pila antotica liegen in Stadium 2 die Polknorpel und die Trabekel als künftige Stützelemente des Diencephalon und der Hypophyse. Wie die in Stadium 2 vorhandenen Elemente die in Stadium 3 verwirklichte Formstufe erreichen, ist nicht ohne weiteres ersichtlich. Wahrscheinlich spielt die bereits in der Stadienbeschreibung erwähnte Winkelverkleinerung zwischen Trabekel- und Parachordalteil für ihre Verwachsung eine Rolle (Abb. 24 A, B). Die Winkeländerung dürfte eventuell dadurch zustandekommen, dass das Vorderhirn wegen seiner starken Volumenzunahme den Trabekelteil ventrad drückt. Dieser Druck bedeutet für den Polknorpel eine Hebung. Er nähert sich zugleich der Pila antotica und der Parachordalplatte; dorsal des Polknorpels findet seine Verbindung mit der Pila antotica, caudal seine Verwachsung mit der Basalplatte statt.

Um den Werdeprozess der Stadien auseinander besser sichtbar zu machen, wurden in Abb. 23 die Chondrocranien der Stadien 2, 3 und 4 so dargestellt, dass der zu einem Stadium neu zuwachsende Teil weiss gelassen, der vom vorausgehenden Stadium stammende Abschnitt punktiert wurde. Oben in der Abbildung sind die Knorpelcranien von dorsal, unten von lateral gezeigt. In der Ansicht von dorsal wurden Blutgefässe und Nerven der linken Seite weggelassen.

Der Vergleich von A und B zeigt, dass bei der Verwachsung von Pila antotica und Polknorpel ein Zwischenraum für die Arteria ophthalmica offenbleibt. Die Pila wächst zwischen Stadium 2 und 3 so stark rostrad, dass sie das Vorderende der inzwischen entstandenen Trabecula communis erreicht. Der auf diese Weise neu gebildete Pila-Abschnitt verschmilzt zugleich mit der Trabecula baseos.

Der caudale Schalenteil entsteht durch das dorsade Auswachsen der in Stadium 2 flachen Cartilago acrochordalis. Gleichzeitig und in Kontinuität mit der künftigen Crista sellaris vergrössert sich der caudale Abschnitt der Pila antotica. Auf diese Weise entsteht die Umgrenzung für die Hypophyse und das ventrale Diencephalon (Abb. 17 C). Die Schale bleibt nach ventral durch die Fenestra basicranialis anterior bis zu dem Zeitpunkt offen, da das Parasphenoid in Stadium 9 als flächiger Deckknochen medial der Trabekel sich entwickelt.

Zur Erreichung der Formverhältnisse von Stadium 4 ist ein weiteres Auswachsen der Pila antotica notwendig. Indem sie sich

rostrad verlängert, trifft sie auf die Pila metoptica, die ihr vom Grenzgebiet zwischen Trabecula communis und Septum interorbi-

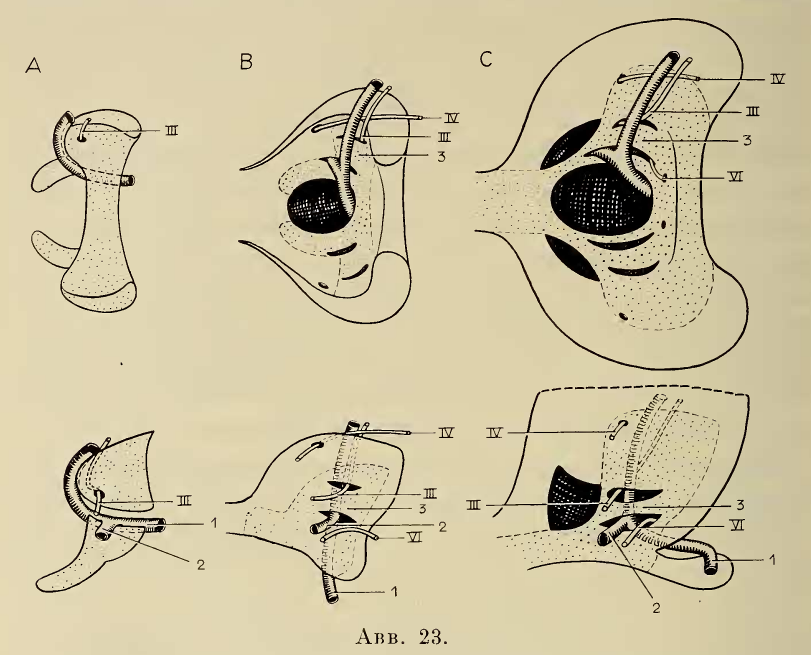


Abb. 23.

Entstehung des Processus suprapolaris von *Crocodylus*.

Der rostral der Basalplatte liegende Abschnitt des Primordialcraniums ist für Stadium 2 (A), 3 (B) und 4 (C) so dargestellt, dass im älteren Stadium die im jüngeren bereits vorhandenen Teile punktiert herausgehoben sind. Die Kommissur der Arteria carotis interna wurde nicht abgebildet, die chondrocranialen Teile nicht beziffert, um die Zeichnung übersichtlich zu halten.

1. Arteria carotis interna.
2. Arteria ophthalmica.
3. Processus suprapolaris.

tale entgegenwächst. Pila antotica, metoptica und die gleichzeitig entstehenden und zum Planum supraseptale vorwachsenden Knorpelspangen (in die schematische Darstellung nicht einbezogen) bilden zusammen das Laterosphenoid. Durch den Zusammenschluss der Pila antotica mit der Pila metoptica entsteht die schon beschriebene Fenestra metoptica. Zu ihr gehören auch die Öffnungen, die seit Stadium 2 und 3 dem Durchtritt des N. III und der A. ophthalmica dienten. Die zwei zuerst entstandenen Foramina sind in Stadium 4 noch als individuelle Durchgänge vorhanden; sie werden erst nach Rückbildung des Proc. suprapolaris zum neu entstandenen Fenster geschlagen (Abb. 22 E).

Die Entstehung dieser das Diencephalon umgreifenden Schale macht gleichzeitig die Entwicklung des Proc. suprapolaris verständlich. Als gut erkennbarer Fortsatz tritt er erst in Stadium 4 (Abb. 21 A, B) in Erscheinung. Er ist aber bereits in Stadium 2 als Anlage vorhanden (Abb. 23 A) und stellt dort jenen Teil der Pila antotica dar, der ventral des Knorpelkanals für den N. III in die Cartilago acrochordalis übergeht. Ventromedial des spätern Proc. suprapolaris verläuft die A. carotis interna caudorostrad gegen den Vorderrand der Cartilago acrochordalis. Sie entlässt die A. ophthalmica, die zwischen dem Polknorpel und der Anlage des Proc. suprapolaris nach lateral abzweigt, und steigt dann als A. cerebralis in den Hirnraum auf.

Die Anlage des Proc. suprapolaris in Stadium 2 kann also einzig vom Stadium 4 her erkannt werden und zwar auf Grund der Lagebeziehungen zu Nerven und Blutgefässen.

Auch in Stadium 3 (B) hat die Anlage des Proc. suprapolaris noch eine derart enge Beziehung zur Pila antotica, dass ohne Kenntnis der späteren Stadien ihre Identifizierung unmöglich ist. Sie liegt, die Lage zu Nerven und Blutgefässen beibehaltend, ventral des N. III und dorsal der A. ophthalmica. Da der Knochenkanal des N. III inzwischen zu einer Lücke vergrössert wurde und auch der A. ophthalmica zum Verlassen des Chondrocraniums ein ziemlich grosses Fenster zur Verfügung steht, ist der Fortsatz immerhin schon etwas abgegrenzt. Als gut abgehobene Knorpelspange tritt er aber erst in Stadium 4 in Erscheinung.

Für den N. abducens und den N. IV sind die für Stadium 4 und später charakteristischen Lagebeziehungen ebenfalls schon in Stadium 3 realisiert. Der N. abducens verlässt in Stadium 4 das Chondrocranium durch dieselbe Lücke wie die A. ophthalmica, in bezug auf die chondrocranialen Elemente also ventral des Proc. suprapolaris und dorsal vom Polknorpel. Auch in Stadium 3 zieht der Abducens dicht caudal der A. ophthalmica nach lateral, mit dem Unterschied jedoch, dass er noch nicht ins innere des Chondrocraniums eingeschlossen worden ist. Er steigt nach seinem Ursprung an der Ventralfläche der Medulla oblongata am Hinterrand der Crista sellaris nahe der Medianen aufwärts, umwächst die Crista an ihrem ventralen Umfang und zieht dann der Seitenwand der Pila antotica entlang schräg aufwärts bis zum Fenster, durch welches die A. ophthalmica den Hirnraum verlässt. Hier biegt er dicht caudal der Arterie nach lateral ab. Der Einschluss des N. abducens ins

Chondrocranium kann durch laterales Auswachsen der Pila antotica zustandekommen. Dadurch wird an ihrer Basis ein Nervenkanal gebildet. Der Abducens tritt caudal der Crista sellaris in diesen ein und verlässt den Knorpel lateral und rostral der Crista (Abb. C). Er befindet sich damit bereits im Gebiet der Fen. metoptica, durch deren hintersten Abschnitt er das Chondracranium verlässt.

Die Individualisierung des Proc. suprapolaris gegenüber andern chondrocranialen Elementen kommt vor allem dadurch zustande, dass die Pila antotica die Hirnschale nach dorsal vergrössert, indem sie weit nach lateral ausgreift. Der in Stadium 3 rostral der Lücke für den N. III und die A. ophthalmica liegende Teil der Pila antotica ist relativ zu den Fenstern so schmal geworden, dass er, einzig von Stadium 4 her betrachtet, nur als dünne Verbindung des Proc. suprapolaris zur Trabecula baseos und Pila antotica aufgefasst werden könnte. Caudal behält der Fortsatz seine Verbindung zur Cartilago acrochordalis , so dass man den Eindruck bekommen könnte, er wachse als Derivat der Crista sellaris rostrad und gehe dann die erwähnte Verbindung mit Pila antotica und Trabecula baseos ein. In Wirklichkeit sind der Proc. suprapolaris und seine Verbindungen Abschnitte der Pila antotica.

Jetzt ist es möglich, die Fensterbildung noch etwas differenzierter zu besprechen, als es in der Stadienbeschreibung geschehen konnte. Ein Vergleich der Stadien 3 und 4 (Abb. 22 A, D) zeigt, dass die Fenestrae optica, metoptica und epioptica Restlücken darstellen; sie finden sich nämlich in Stadium 4 dort, wo in Stadium 3 der Zwischenraum zwischen Pila antotica und Septum interorbitale, später Planum supraseptale, besteht. In Stad. 3 und folgenden wird dieser Raum nahe dem Planum supraseptale vom Fasciculus opticus als Durchgang benützt. Nach der schon geschilderten Aufteilung der ursprünglichen grossen Lücke in drei kleinere Fenster sind zwischen Öffnungen und durchziehenden Nerven die definitiven Zustände aber noch nicht verwirklicht. Die Nn. III und VI und die A. ophthalmica benützen zum Verlassen der Schädelhöhle bis Stadium 9 die schon in Stadium 3 in der Pila antotica vorhandenen Lücken. Erst durch die Rückbildung des Proc. suprapolaris und seiner rostralen Verbindung, welche im Grunde genommen also den vordersten Abschnitt der Pila antotica darstellt, werden die alten Lücken zur neu entstandenen Fenestra metoptica geschlagen.

So lassen sich im Falle des Proc. suprapolaris die früheren noch undifferenzierten Verhältnisse erst mit Hilfe eines älteren Stadiums interpretieren.

b. *Entstehung des vordersten Hirnschalenabschnittes*

Nachdem in der frühembryonalen Entwicklung zuerst eine Schale für Diencephalon und Hypophyse geformt wird, erfolgt wenig später die Bildung des rostralen Hirnkapselabschnittes. Er hat den Schutz der Hemisphären zur Aufgabe. Das Planum supraseptale als paariges Schalenelement, von dorsal des Septum interorbitale weit und fast horizontal nach lateral auswachsend (Abb. 21 B), entsteht zwischen den Stadien 3 und 4.

c. *Entstehung der caudalen Hirnkapsel*

Es fehlt nun noch der caudalste Abschnitt der Hirnschale, jener Teil, der die Medulla oblongata von ventral und lateral umgibt. Im voll entwickelten Chondrocranium bildet er die direkte Fortsetzung des Kapselabschnittes, der Diencephalon und Hypophyse umschliesst. Zur Erreichung dieses Zustandes müssen die Seitenwände und der Boden der Hypophysenschale durch die Elemente der caudalen Hirnkapsel fortgesetzt werden. Das ist in Stadium 3 nur entfernt der Fall (Abb. 24 B): die Basalplatte ist rechtwinklig zur Ebene des Hypophysenbodens abgeknickt, statt in deren caudalen Verlängerung zu liegen; die Ohrkapseln als Seitenwände der Hirnkapsel sind durch eine ziemlich grosse Distanz vom Laterosphenoid entfernt, statt sie fortzusetzen. Damit der caudale Hirnschalenabschnitt zur Fortsetzung der Hypophysengrube wird, müssen die in Stadium 3 rechtwinklig zueinander stehenden Ebenen ihre Lage so ändern, dass sie mehr und mehr horizontal zueinander liegen. Zwischen den Stadien 3 und 4 erfolgt tatsächlich eine derartige Verschiebung, indem der Winkel zwischen Trabekel- und Parachordalachse von 90 auf ungefähr 140 Grad anwächst. Dadurch werden die Ohrkapseln dem Laterosphenoid genähert; eine Verwachsung ist jetzt möglich.

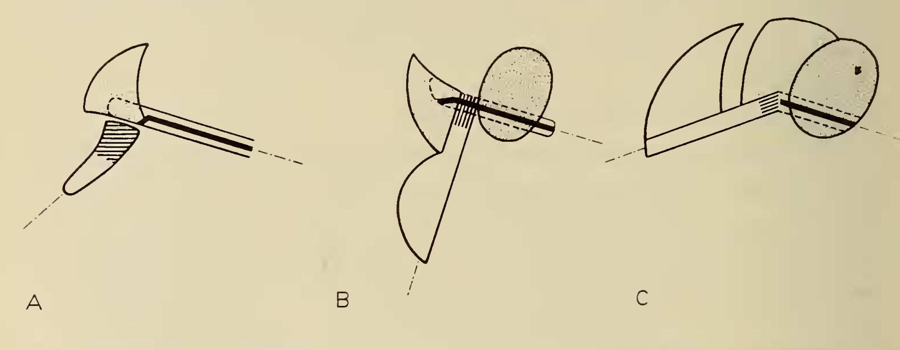
d. *Verbindung der Teilschalen*

So sind in Stadium 4 eine rostrale Schale für die Hemisphären, eine mittlere für das Dien- und Mesencephalon und eine caudale Teilkapsel für das Myelencephalon vorhanden. Es steht nur noch

ihre Verbindung aus. Sie geschieht einerseits durch die Verwachsung von Ohrkapsel und Laterosphenoid, anderseits durch die Verbindung von Laterosphenoid und Planum supraseptale. Der zweite Prozess wurde im Zusammenhang mit der Fensterbildung schon besprochen.

2. *Die Winkeländerungen im Chondrocranium*

Aus den Darlegungen dürfte hervorgehen, dass in der Entwicklung des Primordialcraniums von *Crocodylus* Winkeländerungen



--- Rostrum- und Basisachse.
Polknorpel.
Pila antotica (C: Laterosphenoid).
Ohrkapsel.
Chorda dorsalis.

A: Stadium 2. B: Stadium 3. C: Stadium 4.

Abb. 24.

Schematische Darstellung der frühembryonalen Winkeländerungen.

zwischen Trabekel- und Basalplattenachse eine bedeutende Rolle spielen. Die Winkelwechsel geschehen dabei so, dass die Parachordalachse ihre Richtung beibehält. In Abb. 24 sind diese Änderungen

---

Abb. 25.

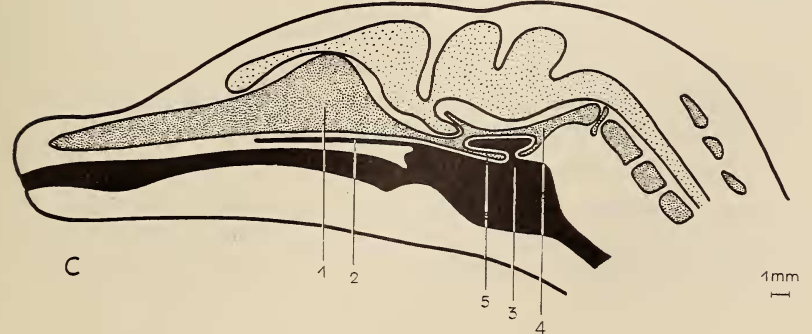
Winkeländerungen im Neurocranium von *Crocodylus*.

Die medianen Sagittalschnitte der Stadien 8 (A), 10 (B) und 12 (C) sind so orientiert, dass ihre Parachordalachsen parallel liegen und die Basalplatten gleich lang sind.

1. Septum interorbitale.
2. Unpaarer Abschnitt des Ductus nasopharyngeus.
3. Pharynx.
4. Basalplatte.
5. Processus infrapolaris.

3
4
2
1
1mm
A

1mm
B
1
2
3
4



für die Stadien 2, 3 und 4 schematisch dargestellt. Der relativ grosse Winkel von 125 Grad in Stadium 2 wird in Stadium 3 zu 90 Grad verkleinert. Versluys (1936) beschreibt eine derartige Verschiebung nach Howes und Swinnerton (1901) auch für das Chondrocranium von *Sphenodon* und bemerkt, die Abknickung des Trabekel- zum Parachordalteil stehe mit der Ausbildung der Scheitelbeuge in Zusammenhang. In den auf Stadium 4 folgenden (Abb. 25) wird der Winkel so stark vergrössert, dass er schliesslich in Stadium 12 (C) des schlüpfreifen Embryos 180 Grad erreicht und dadurch rostrale und caudale Schädelachse in einer Geraden liegen.

Aus der Achsenverschiebung im rostralen Kopfabschnitt bei gleichzeitiger Stabilität der Schädelbasisachse resultiert nach Stadium 3 eine stetig zunehmende Hebung der Schnauze bis zu ihrer Horizontalstellung. Dass die Schädelbasis- und nicht die Rostrumachse stabil bleibt, kann aus der Lageveränderung der Hirnabschnitte zueinander geschlossen werden. Mit der Schnauzenhebung ändert die Lage des Ductus nasopharyngeus und erfährt gegenüber der Schädelbasis die nach Abb. 15 besprochenen Veränderungen.

In direktem Zusammenhang mit der Winkeländerung steht ausserdem die Kopfgestalt; bei grossem Winkel ist sie langgestreckt (Abb. 25 C), bei kleinem massig (Abb. 17 C), weil infolge der Abdrehung der Schnauzenachse nach ventral der Gesichtsschädel dem Halsteil genähert wird.

3. *Die ventrade Verlängerung der Schädelbasis*

Die Wachstumsveränderungen, welche eine Verlängerung der Schädelbasis zur Folge haben, setzen erst spätembryonal ein. Sie äussern sich zuerst in einer Verdickung der Basalplatte (Abb. 25 A, B). Auch für Stadium 12 (C) ist eine derartige Dickenzunahme festzustellen. Zugleich aber wurde vor Stadium 12 die Basalplatte so durchgebogen, dass der Condylus im Unterschied zu den jüngeren Stadien höher liegt als der mittlere Basalplattenabschnitt.

In Stadium 12 wächst sodann der Proc. infrapolaris so mediad aus, dass, zwischen Basalplatte und Pterygoid eingeklemmt und die gesamte Basisbreite unterliegend, eine dorsoventrad abgeflachte Knochenplatte entsteht.

Proc. infrapolaris und caudaler Basalplattenanteil wachsen postembryonal ventrad; der embryonal erst häutig vorhandene, zur medianen Eustachischen Öffnung führende kurze Canalis medialis (Abb. 15 A-C) bekommt dadurch eine nach ventral absteigende knöcherne Umgrenzung.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Chondrocranium von *Crocodylus* differenziert sich im ersten Drittel der Embryonalzeit.

2. Es sind dabei zwei Gruppen von Gestaltungsprozessen festzustellen: die erste umfasst Formänderungen, die für die Entstehung der Hirnkapsel, für Schnauzenhebung und -verlängerung und für das Basiswachstum verantwortlich sind, Prozesse also von embryonaler Bedeutung;
manche dieser Formänderungen werden postembryonal weitergeführt. Ihre Feststellung wird durch einen Vergleich mit den adult erreichten Zuständen möglich sein.

3. Von den durch allometrisches Wachstum bedingten Proportionsänderungen und von der Schnauzenhebung abgesehen, bleibt die Gestalt des voll entwickelten Chondrocraniums bis zum Ende der Embryonalzeit erhalten.

4. In der Entwicklung des Chondrocraniums spielen Winkeländerungen zwischen Trabekel- und Parachordalteil eine bedeutende Rolle.

5. Es ist sehr wahrscheinlich, dass im Chondrocranium von *Crocodylus* die Trabekel durch Polknorpel mit der Cartilago acrochordalis verbunden sind. Die Polknorpel und die Trabekel entstehen im Gebiet des Oberkieferfortsatzes des ersten Schlundbogens und zwar unabhängig von der Parachordalplatte.

Die Bezeichnung des ventral vom Polknorpel sich entwickelnden Fortsatzes als Proc. infrapolaris (de Beer) ist damit auch ontogenetisch, nicht nur topographisch gerechtfertigt.

6. Der knorpelige Proc. infrapolaris entwickelt sich durch Verknöcherung zu jenem Element, das bis jetzt als Basitemporale beschrieben und als Hautknochen aufgefasst worden ist.

7. Dorsal vom Polknorpel entsteht ein Processus suprapolaris. Er wird für *Crocodylus* in dieser Arbeit das erstemal beschrieben.

8. *Crocodylus* hat das gleichzeitige Vorhandensein von Cartilago polaris, Proc. infrapolaris und Proc. suprapolaris mit den Vögeln gemeinsam.

Das Chondrocranium von *Crocodylus* als ganzes zeigt in den ersten Anfängen eine grosse Ähnlichkeit mit dem Primordialcranium der Vögel und zwar sowohl hinsichtlich der zeitlichen Aufeinanderfolge der Elemente als auch in bezug auf ihre Anordnung.

9. Zwischen den Proc. infrapolaris und die Basalplatte ist ein Canalis parabasalis eingeschlossen. Er führt als Inhalt den N. palatinus, die Arteria carotis interna und das vordere Diverticulum der Tuba Eustachii.

10. Der in PARKERS (1883) und KESTEVENS (1957) Darstellungen des Chondrocraniums von *Crocodylus* verwendete Begriff Alisphenoid ist für die Crocodilia unzulässig und durch die Bezeichnung Laterosphenoid (Pleurosphenoid) zu ersetzen.

11. Die im voll entwickelten Chondrocranium zwischen Planum supraseptale (Orbitosphenoid) und Laterosphenoid (Pleurosphenoid) liegenden Fenster: Fenestrae optica, metoptica und epioptica entstehen anlässlich der Verbindung der beiden genannten Seitenwände. Sie stellen Lücken dar, die zwischen den verbindenden Knorpelspangen stehenbleiben.

II. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN CHONDROCRANIUM UND OSTEOCRANIUM

I. WÄHREND DER ONTOGENESE

1. *Chondrocranium und Knochenentwicklung*

Da ein Teil der Deckknochen im Zusammenhang mit der Ductus- und Gaumenentwicklung besprochen wurde, kann die embryonale Hautknochenentwicklung hier in Übersicht behandelt werden.

Definitionsgemäss muss zwischen den Deckknochen und den Elementen des Chondrocraniums eine topographische Beziehung bestehen. Ob eventuell auch eine zeitliche Abhängigkeit festzustellen wäre in dem Sinn, dass jene Elemente des Chondrocraniums, die zuerst gebildet werden, auch zuerst mit dem zugehörigen Deckknochen versehen würden, soll untersucht werden.

Tabelle 8

Embryonale Deckknochenentwicklung von Crocodylus cataphractus *ohne Berücksichtigung der Unterkieferelemente*

Stadium 5 58 n. Voeltzkow	Stadium 4 58	Stadium 7 58	Stadium 6 58	Stadium 7 58	Stadium 8 59	Stadium 9 61	Stadium 10 61
8 mm K. länge	7,8 mm	7,9 mm	12,5 mm	10,8 mm	12,7 mm	15,8 mm	20,6 mm
Pterygoid	+	+	+	+	+	+	+
	Squamosum	+	+	+	+	+	+
	Jugale	+	+	+	+	+	+
	Maxillare	+	+	+	+	+	+
		Quadratojug.	+	+	+	+	+
		Postfront.	+	+	+	+	+
			Praemax.	+	+	+	+
			Frontale	+	+	+	+
			Vomer	+	+	+	+
				Lacrimale	+	+	+
				Palatinum	+	+	+
				Praefront.	+	+	+
					Nasale	+	+
					Transvers.	+	+
						Parasphen.	+
							Parietale

Zu diesem Zweck muss sowohl die Sukzession der chondrocranialen wie jene der knöchernen Elemente bekannt sein. In Tab. 8 wird deshalb zuerst eine Übersicht über die Reihenfolge der Deckknochenelemente vorgestellt, wobei in Rücksicht auf die Gaumenentwicklung auch splanchnocraniale Derivate berücksichtigt werden.

TABELLE 9

Elemente des Chondrocraniums in Zusammenhang mit der Haut- und Ersatzverknöcherung
In Klammer sind die Stadienbezeichnungen nach VOELTZKOW *angegeben*

	Elemente des Chondrocraniums in zeitlicher Aufeinanderfolge	Entstehung der Hautknochen in Zuordnung zum Knorpelelement		Entstehung der Ersatzknochen
Stadium 2 (55)	Parachordalplatte			Stadium 10 (61)
	Trabekel			Stadium 10 (61)
	Pila antotica	Postfront.,	Stad. 7 (58)	Stadium 12 (63)
Stadium 3 (57/1)	Quadratum	Squamosum	Stad. 4	Stadium 9 (61)
		Quadr. jug.	Stad. 7 (58)	
	Proc. pterygoideus quadrati	Pterygoid	Stad. 5 (58)	Stadium 10 (61)
	Proc. paraseptalis	Maxillare	Stad. 4 (58)	
		Praemaxill.	Stad. 6 (58)	
	Trabecula communis			Stadium 12 (63)
	Septum interorbitale			
	Septum nasi	Vomer	Stad. 6 (58)	
Stadium 3 (57/2)	Planum supraseptale	Frontale	Stad. 6 (58)	
	Processus infrapolaris			Stadium 10 (61)
Stadium 4	Concha lateralis anterior	Lacrimale	Stad. 6 (58)	
	Concha lateralis posterior	Praefrontale	Stad. 6 (58)	
	Tectum nasi	Nasale	Stad. 8 (59)	
	Ohrkapsel	Parietale	Stad. 9 (61)	Stadium 11, 12
	Augkapsel			

Die der Tabelle eingefügte Stadienbezeichnung nach Voeltzkow vermittelt eine gewisse Zeitangabe, indem zwischen zwei Voeltzkow-Stadien ungefähr der Abstand einer Woche liegt. Wird dieser Zeitwert berücksichtigt (Tab. 12), so sieht man, dass die Deckknochenentwicklung nicht stetig, sondern explosiv erfolgt.

In Tabelle 9 sind auch die Elemente des Primordialcraniums in zeitlicher Aufeinanderfolge eingetragen. Daneben sind die Deckknochen gemäss ihrer topographischen Zuordnung eingeschrieben. Es ist festzustellen, dass hinsichtlich der groben Stadieneinteilung n. Voeltzkow eine Parallele zwar vorhanden ist; aber eine genaue zeitliche Zuordnung in dem Sinne, dass die Knorpelelemente in der Reihenfolge ihrer Entstehung mit dem entsprechenden Deckknochenelement versehen würden, ist nicht vorhanden.

Die gleiche Tabelle zeigt, dass auch kein enger zeitlicher Zusammenhang zwischen der Bildung der Primordialelemente und ihrer Ersatzverknöcherung besteht in der Weise, dass die zuerst entstandenen Knorpelelemente auch zuerst verknöchert würden.

2. *Ersatzknochenbildung und Pneumatisierung*

Eine deutliche zeitliche Zuordnung von Differenzierungsprozessen liegt bei *Crocodylus* hingegen zwischen Ersatzknochenbildung und Pneumatisierung vor.

Die Pneumatisierung eines Ersatzknochenelementes kann auf verschiedene Weise erfolgen:

die Pneumatisierung finde im Knorpelelement statt. Es wird in diesem Falle das bereits pneumatisierte Knorpelelement erst nachträglich verknöchert. So geschieht nach Bremer (1940, zit. n. Portmann 1950) die Pneumatisierung im Neuro- und Splanchnocranium des Huhnes.

Die Höhle für das luftführende Diverticulum wird erst gebildet, wenn der Knorpel bereits verknöchert ist. In dieser Art geschieht nach Bremer (1940, zit. n. Portmann 1950) die Pneumatisierung des Humerus bei *Gallus*.

Bei *Crocodylus* ist eine dritte Möglichkeit verwirklicht: Pneumatisierung und Verknöcherung erfolgen fast gleichzeitig. Nachdem die perichondrale Verknöcherung begonnen hat, entstehen im innern des Knorpelelementes Hohl-

räume; sie werden zuerst mit Blutkörperchen aufgefüllt und hernach durch das luftführende Diverticulum besetzt. Erst jetzt setzt die enchondrale Verknöcherung ein.

Das der Pneumatisierung der Knochen dienende Höhlensystem der postorbitalen Region steht mit dem intertympanalen System in Verbindung, ist aber von diesem zu unterscheiden.

Das intertympanale System besteht nach van Beneden (1882) adult aus Canalis anterior, posterior und medialis. Es pneumatisiert zwar zugleich die Elemente der Schädelbasis, hat aber nach Owen (1850) als erste Funktion die Verbindung des Cavum tympani mit dem Pharynx. Es besteht zur Hauptsache aus Divertikeln, die von der Eustachischen Röhre aus gebildet werden. Die Divertikel des gesamten postorbitalen Höhlensystems pneumatisieren das ihnen in Tabelle 10 in Klammer beigegebene Skelettelement. Das Supra-

Tabelle 10

Teile des embryonalen intertympanalen und pneumatischen Systems von Crocodylus cataphractus

Entstehungszeit	Ursprung	Intertympanales System	Pneumatisches System
1. *Frühembryonal*	Paukenhöhle		Ductus pneumaticus (Articulare)
	Eustachische Röhre	Anlage des Canalis anterior (Basisphenoid + Praesphenoid)	
2. *Spätembryonal*	Paukenhöhle		Antrum mastoideum (Supraoccipitale) Divertikel zum Quadratum und zum Laterosphenoid
	Eustachische Röhre	Canalis posterior (Basioccipitale) Divertikel zum Exoccipitale	
3. *Postembryonal*		Canalis medialis (Basioccipitale + ventrales Praesphenoid)	

occipitale wird bei *Crocodylus* erst postembryonal vom Antrum mastoideum durchwachsen. Die von Matthes (1936) erwähnte Pneumatisierung der Ethmoidalregion ist in der Ontogenese des bearbeiteten Materials nicht feststellbar.

Mehr als diese allgemeine, durch Abb. 28 und Tabelle 12 ergänzte Orientierung kann in dieser Arbeit über das intertympanale und das pneumatische System nicht vermittelt werden.

II. Vergleich des embryonalen Neurocraniums mit dem Adultschädel

Um die Beziehungen zwischen Chondrocranium und adultem Schädel zu studieren, wurde das optimal ausgebildete Cranium des Stadiums 10 mit einem adulten von *Crocodylus niloticus* Laur. verglichen.

Als Dokumentation für die mit Stadium 10 einsetzende Ersatzverknöcherung dienten die Sagittalschnitte durch den schlüpfreifen Embryo von Stadium 12.

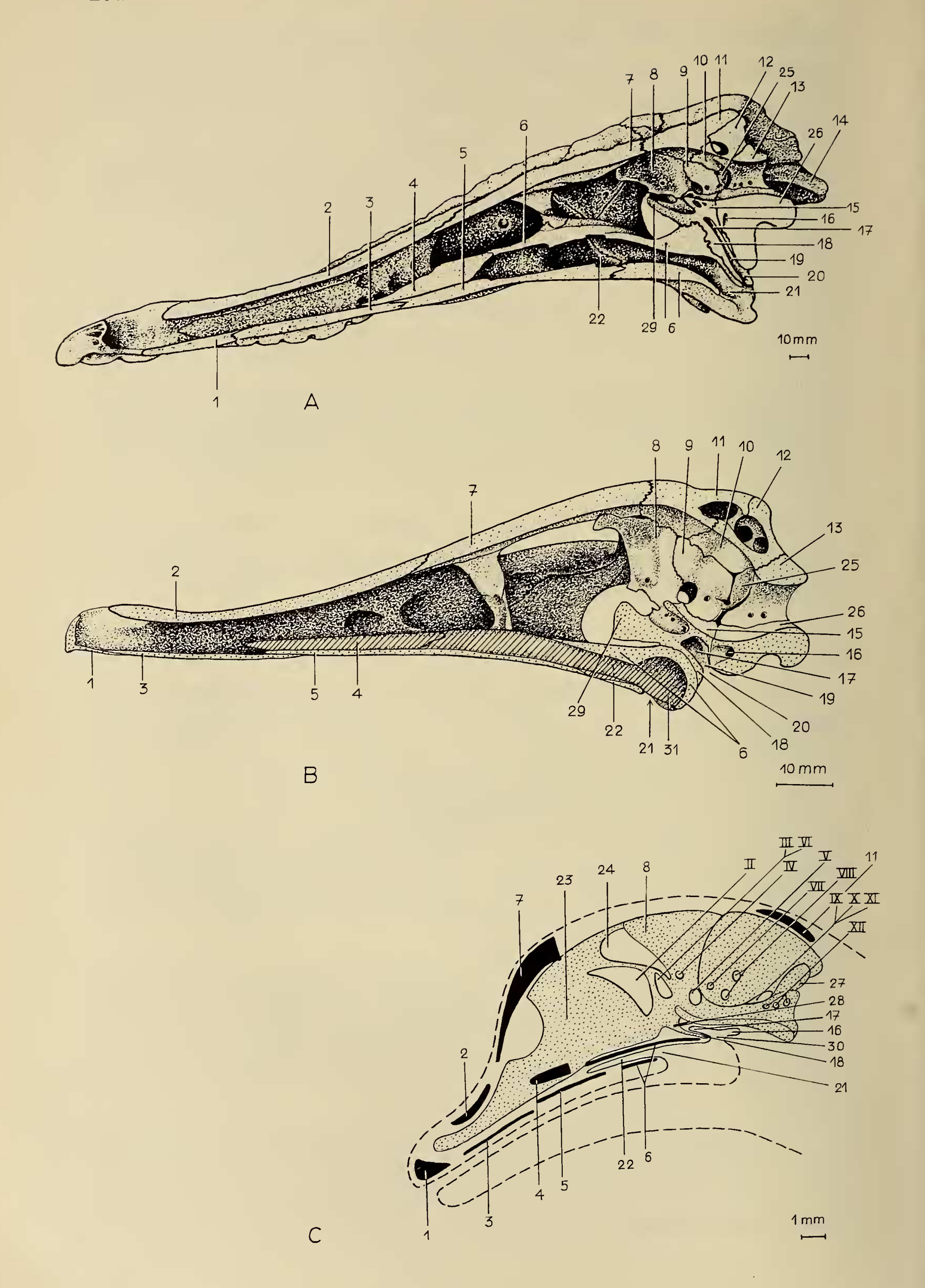
1. *Allgemeine Formverhältnisse*

Für die Ansicht von medial (Abb. 26) ist festzustellen, dass die Formverhältnisse sehr ähnliche sind; Laterosphenoid und Ohrkapsel des adulten Schädels sind gegenüber dem embryonalen Zustand caudorostrad etwas komprimiert.

Der Raum für das Zentralnervensystem wird von denselben Elementen gebildet, die in knorpeliger Ausgabe bereits im Primordialcranium die Hirnabschnitte umschlossen haben. Die Nervenöffnungen haben ihre Lage beibehalten, weshalb sie für das adulte Cranium nicht beschriftet wurden.

Am Laterosphenoid sind die chondrocranialen Verbindungen zum Planum supraseptale stehengeblieben: als dorsaler Vorsprung ist die frühere Taenia marginalis, als medialer Auswuchs über der ehemaligen Fenestra metoptica die Taenia medialis erhalten geblieben.

Eine Abweichung von den allgemeinen Formverhältnissen ist in der Occipitalregion festzustellen. Die Schädelbasis ist adult ventrad verlängert, die Hohlräume des intertympanalen Systems entsprechend verändert und der Ductus nasopharyngeus im caudalsten



A
B
C
10 mm
10 mm
1 mm

Abschnitt ventrad abgedrückt. Von diesen Unterschieden war bereits die Rede.

Sind Temporal- und Occipitalregion des adulten Schädels gegenüber dem embryonalen komprimiert, so wird die primordiale Ethmoidalregion erheblich gestreckt. Das ist der Darstellung zu entnehmen, die so angefertigt wurde, dass für das embryonale und adulte Cranium der Abstand zwischen Praesphenoid und Condylus occipitalis gleich lang ist.

Die Ähnlichkeiten zwischen Chondrocranium und Knochenschädel sind noch deutlicher, wenn die Basisregion statt mit *Crocodylus* mit *Alligator* (B) verglichen wird. Die Abbildung zeigt, wie Basioccipitale und Proc. infrapolaris im Vergleich zu Stadium 10 nur wenig verlängert sind, eben so, dass ein kurzer Canalis medialis entstanden ist. Damit *Alligator miss.* Daud. den Formzustand von *Crocodylus* erreichte, müssten das Basioccipitale und der Proc. infrapolalis noch stärker ventrad auswachsen, wobei sich der Canalis medialis mit den Knochenelementen verlängern würde.

Die Verlängerung des Canalis medialis ist nach van Beneden (1882) ein Kriterium für den Differenzierungsgrad des intertympanalen Systems.

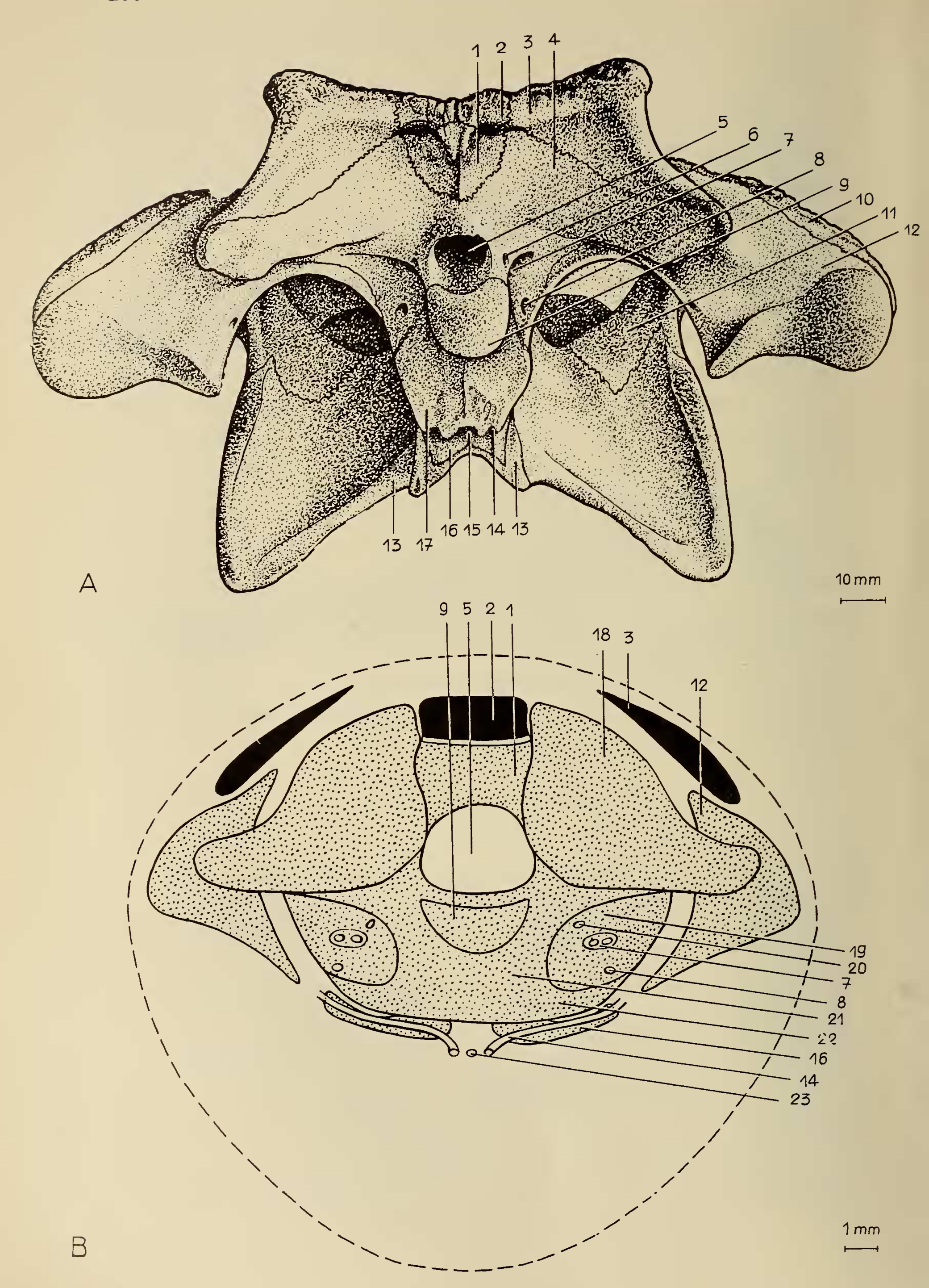
In der Darstellung von caudal (Abb. 27) wurden für die grafische Rekonstruktion der embryonalen Verhältnisse Querschnitte des Stadiums 12 von rostral der Mündung der Tuba Eustachii bis zum Ende des Condylus occipitalis benützt.

Abb. 26.

Cranium von medial.

A Osteocranium von *Crocodylus niloticus* Laur. adult; B Osteocranium von *Alligator mississip.* Daud. juvenil; C Chondrocranium mit Deckknochen des Stadiums 10 (61 n. Voeltzkow) von *Crocodylus cataphractus.*

1. Praemaxillare.
2. Nasale.
3. Maxillare.
4. Vomer.
5. Palatinum.
6. Pterygoid.
7. Frontale.
8. Laterosphenoid mit Öffnung für den N. IV.
9. Prooticum mit Öffnung für den N. VII.
10. Epioticum.
11. Parietale.
12. Supraoccipitale.
13. Exoccipitale mit Öffnungen für den N. XII.
14. Quadratum.
15. Basisphenoid.
16. Canalis posterior (embryonale Anlage).
17. Canalis anterior (embryonale Anlage).
18. Ventrales Praesphenoid (embryonal Processus infrapolaris).
19. Canalis medialis.
20. Foramen intertympanicum.
21. Choane (bei Alligator paarig).
22. Unpaarer Ductus nasopharyngeus.
23. Septum interorbitale.
24. Fenestra epioptica.
25. Opisthoticum.
26. Basioccipitale.
27. Processus subcapsularis.
28. Parasphenoid.
29. Dorsales Praesphenoid.
30. Mediane Eustachische Öffnung.
31. Ductusseptum.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
17
16
15
14
13
A
10 mm
9
5
2
1
18
3
12
19
20
7
8
21
22
16
14
23
B
1 mm

Die Hauptunterschiede zwischen embryonalen und adulten Verhältnissen sind auch für die Ansicht von caudal auf die postembryonale ventrade Verlängerung der Basiselemente zurückzuführen.

Die gegenseitige Lage von Basioccipitale (embryonal caudale Basalplatte) und ventralem Praesphenoid (embryonal Proc. infrapolaris) ist bereits die endgültige. Die beiden Elemente schliessen die Anlage des C. medialis zwischen sich ein; dessen häutiger Abschnitt mündet in der medialen Eustachischen Öffnung in den Pharynx. Infolge der schon verschiedentlich erwähnten ventraden Verlängerung der beiden Basiselemente wird der Canalis medialis verlängert, seine am Ventralrand von Basioccipitale und Proc. infrapolaris liegende knöcherne Mündung, das Foramen intertympanicum, ventrad verschoben. Das Foramen liegt bei Crocodylus adult so, dass es am mazerierten Schädel von caudal zu sehen ist.

Die ventrade Verlängerung der Basiselemente hat als weiteren Unterschied den Einschluss der Tuba Eustachii in die Schädelbasis zur Folge.

Embryonal liegen die Eustachischen Röhren frei (Abb. 28 A). Sie wachsen nach ihrem Ursprung im Cavum tympani an der Aussenseite des Chondrocraniums zwischen rostralem Ohrkapselabschnitt und Quadratum ventrad. Dann queren sie zwischen Proc. infrapolaris und Pars cochlearis der Basalplatte gegen medial und münden schliesslich ins Vestibulum tubarum. Dessen Ver-

---

Abb. 27.

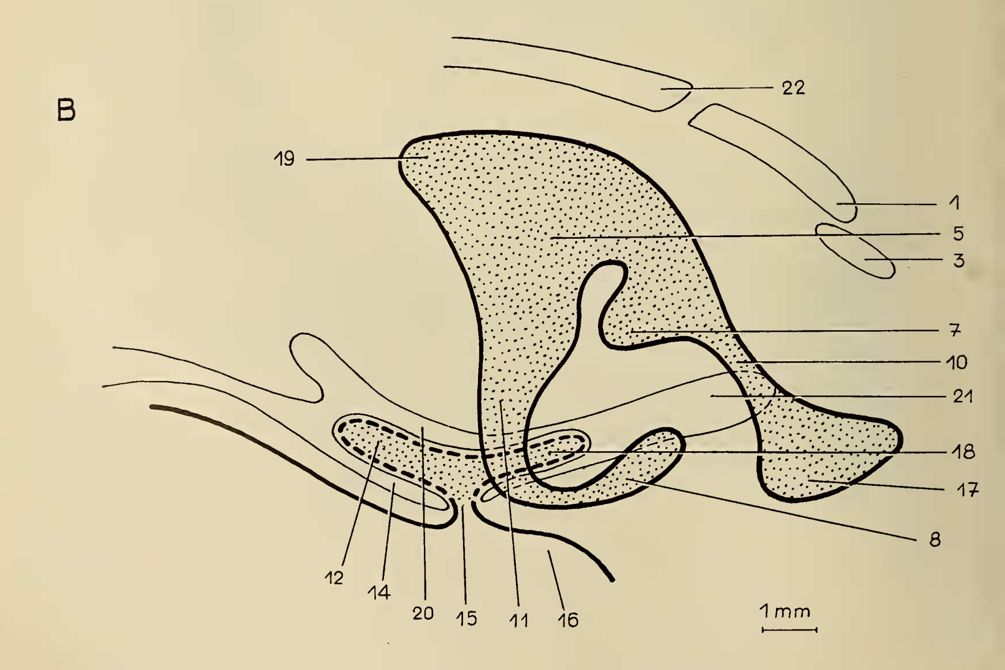
Cranium von occipital.

A Osteocranium von *Crocodylus niloticus* Laur. adult; B Chondrocranium des Stadiums 12 (63 n. Voeltzkow).

1. Supraoccipitale (embryonal Tectum synoticum).
2. Parietale.
3. Squamosum.
4. Exoccipitale.
5. Foramen magnum.
6. Öffnung für den N. XII.
7. Foramen jugulare externum mit medialer Öffnung für die Nn. X und XI, lateraler für den N. IX.
8. Foramen für die Arteria carotis interna.
9. Condylus occipitalis.
10. Quadratojugale.
11. Transversum.
12. Quadratum.
13. Pterygoid.
14. Laterale Eustachische Öffnung (embryonal Tuba Eustachii).
15. Foramen intertympanicum.
16. Ventrales Praesphenoid (früher als Basisphenoid bezeichnet).
17. Basioccipitale.
18. Capsula otica.
19. Processus subcapsularis.
20. Embryonale Öffnung für den N. XII.
21. Basalplatte.
22. Pars cochlearis der Basalplatte (adult Basisphenoid).
23. Mediane Eustachische Öffnung.

A

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
1 mm



bindung mit dem Pharynx liegt als mediale Eustachische Öffnung nur wenig rostraler als die Öffnungen der Tubae. Diese Mündungsverhältnisse sind adult dieselben.

Von den durch die Basisverlängerung bedingten Unterschieden abgesehen, sind jedoch die allgemeinen Formverhältnisse auch für die Ansicht von caudal ähnliche.

2. *Spezielle Beziehungen zwischen den Elementen des Chondrocraniums und den Ersatzknochen*

Den eben geschilderten allgemeinen Formähnlichkeiten stehen hinsichtlich der einzelnen Elemente und des Materials bedeutende Abweichungen entgegen.

Was das Material betrifft, so steht dem einheitlich aus Knorpel aufgebauten Primordialcranium adult nicht ein Cranium gegenüber, das einheitlich aus Knochenmaterial bestünde. Grosse Teile des Chondrocraniums sind im adulten Schädel nicht durch Knochen repräsentiert, weil Ethmoidal- und Orbitalregion fast nicht in den Verknöcherungsprozess einbezogen werden.

Die Unterschiede hinsichtlich der Gestalt der Elemente sind dadurch bedingt, dass die Knochen zum grössten Teil nicht in Übereinstimmung mit den im Chondrocranium verwirklichten Formeinheiten entstehen. Aus einem Element des Chondrocraniums können sich mehrere Teile des Osteocraniums entwickeln. Umgekehrt kann ein Ersatzknochen aus verschiedenen Teilen des

---

Abb. 28.

Verhältnis von embryonalen Schädelelementen und intertympanalem und pneumatischem System von *Crocodylus cataphractus*.

A Ansicht von caudal, nach Querschnitten des Stadiums 12; der Canalis posterior caudal der Tuba Eustachii und in Verbindung mit ihr, wurde weggelassen; B von lateral (die meisten Hohlräume) und medial (Skelettelemente und punktiert umrissene Hohlräume).

1. Parietale.
2. Squamosum.
3. Tectum synoticum (Supraoccipitale).
4. Antrum mastoideum.
5. Cavum tympani.
6. Quadratum.
7. Divertikel des Quadratums.
8. Divertikel des adulten Exoccipitale.
9. Proc. subcapsularis (Exoccipitale).
10. Ductus pneumaticus.
11. Tuba Eustachii.
12. Canalis anterior.
13. Laterale Eustachische Öffnung.
14. Proc. infrapolaris.
15. Mediane Eustach. Öffnung.
16. Pharynx.
17. Diverticulum für das Articulare.
18. Canalis posterior.
19. Diverticulum zum Laterosphenoid.
20. Rostraler Basalplattenabschnitt (Basisphenoid).
21. Caudaler Basalplattenabschnitt (Basioccipitale).
22. Frontale.

Chondrocraniums zusammengesetzt sein. Deckungsgleichheit besteht im Falle des Laterosphenoid, des Supraoccipitale und des Proc. infrapolaris (Tab. 11).

Für den ersten Fall sei als Beispiel die Aufteilung der Basalplatte beschrieben. Durch ihre Gliederung entstehen Basisphenoid, Basioccipitale, basaler Teil des Exoccipitale und der Condylus occipitalis.

Für die zweite Möglichkeit sei das Beispiel des Exoccipitale angeführt: dessen Basis besteht aus dem laterocaudalen Abschnitt der Basalplatte und dem Processus subcapsularis; der dorsale Abschnitt entsteht aus den caudalen Regionen der primordialen Ohrkapsel. Aus der Ohrkapsel entstehen also nicht nur Pro-, Epi- und Opisthoticum, wie PARKER (1883) angibt.

Am adulten Schädel geht das Epioticum nahtlos ins Supraoccipitale, das Opisthoticum nahtlos ins Exoccipitale über. Das erinnert an die embryonalen Verhältnisse. Das Supraoccipitale war als Tectum synoticum mit der Ohrkapsel verbunden, deren Bestandteil das Epioticum darstellt. Im Falle von Opisthoticum und Exoccipitale handelt es sich um noch ursprünglichere Beziehungen, da ja beide Elemente Bestandteile der embryonal einheitlichen Ohrkapsel bilden. Epi- und Opisthoticum stellen also weder embryonal noch adult selbständige Einheiten dar.

Das Supraoccipitale entwickelt sich aus dem Tectum synoticum. Es begrenzt mit Exoccipitale und Basioccipitale zusammen das Foramen magnum.

Der Condylus occipitalis entsteht aus der caudalen Basalplatte. Andere Basiselemente sind an seiner Bildung nicht beteiligt. Adult stellt der Condylus einen Abschnitt des Basioccipitale dar. Diese Feststellung steht in Gegensatz zur Formulierung WETTSTEINS (1954) und in Übereinstimmung mit den Angaben von GOODRICH (1930). Nach DE BEER (1937) entwickelt sich ausser bei *Crocodylus* auch bei den Vögeln der Condylus nur aus dem Basioccipitale.

Das Praesphenoid besteht aus verschiedenen chondrocranialen Elementen. Es ist rostral gut gegen das Pterygoid abgegrenzt (Abb. 26), nach caudal jedoch geht es nahtlos ins Basisphenoid über. Doch bildet zwischen Praesphenoid und Basisphenoid die Crista sellaris eine morphologische Grenze. Sein caudalster Abschnitt umschliesst die Hypophyse; rostrad setzt es sich in

TABELLE 11

Zusammensetzung der Ersatzknochen aus primordialen Elementen

Ersatzknochen	Primordiale Elemente
Basisphenoid	Basalplatte bis zur Fissura metotica Cartilago acrochordalis
Basioccipitale	medialer Teil der Basalplatte caudal der Fissura metotica
Condylus occipitalis	caudodorsaler Abschnitt der Basalplatte
Exoccipitale	lateraler Teil der Basalplatte caudal der Fissura metotica Processus subcapsularis Ohrkapseln ohne den Abschnitt für die mediale Ohrpyramide
Supraoccipitale	Tectum synoticum
Opisthoticum	medialer Teil der Ohrkapsel dorsal der Fissura metotica
Epioticum	medialer Teil der Ohrkapsel dorsal des Foramen acusticum posterius
Prooticum	medialer Teil der Ohrkapsel, von der Fenestra prootica bis zu den Foramina für den N. VIII
Laterosphenoid	Laterosphenoid ohne den rostralen Abschnitt der Taenia medialis
Praesphenoid 1. dorsales 2. ventrales	 Polknorpel, Trabekel und caudalster Abschnitt des Septum interorbitale Processus infrapolaris

einen septumartigen Fortsatz fort, welcher mit dem adult knorpelig weiterexistierenden Septum interorbitale in Verbindung steht.

Der Vergleich des Chondrocraniums mit dem adulten Schädel rechtfertigt folgende Gliederung:

zum dorsalen Praesphenoid gehören
- die verknöcherten Polknorpel und Trabekel,
- das Parasphenoid,
- der hinterste ventrale Teil des Septum interorbitale;

das ventrale Praesphenoid
- wird durch den verknöcherten Proc. infrapolaris dargestellt.

Die komplexe Zusammensetzung der vom Praesphenoid gebildeten Hypophysengrube sei anhand eines Querschnittes durch Stadium 12 erläutert (Abb. 29).

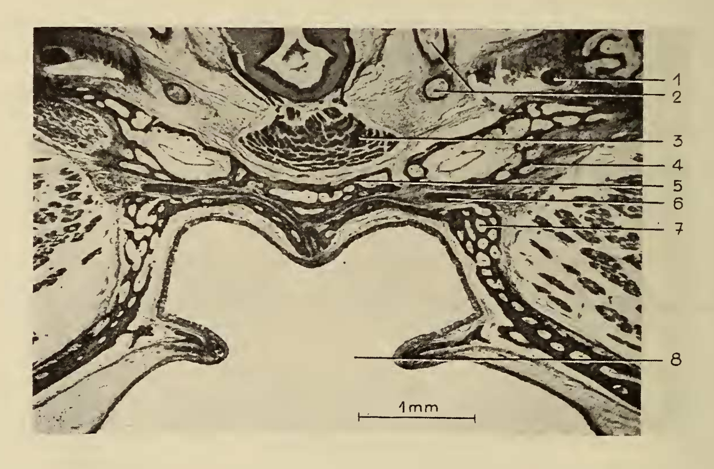


Abb. 29.

Praesphenoid von *Crocodylus cataphractus*.
Querschnitt durch die Hypophysengrube caudal der Choane von Stadium 12.

1. N. abducens.
2. Arteria carotis interna.
3. Hypophyse.
4. Pneumatisierter Polknorpel.
5. Parasphenoid.
6. N. palatinus.
7. Pterygoid.
8. Choane.

Das bis Stadium 8 offen gebliebene Hypophysenfenster wird jetzt durch das Parasphenoid geschlossen. Die paarigen Pterygoide haben das Parasphenoid sekundär unterwachsen. Zwischen Polknorpel und Pterygoid ist der N. palatinus zu sehen. Als Blut-

gefässe sind die in den Hirnraum aufsteigenden Äste der A. carotis interna abgebildet.

Die Schwierigkeit der Abgrenzung des Praesphenoids gegen das Basisphenoid wird klar, wenn man sich einen Schnitt durch den caudalen Abschnitt der Hypophysengrube anschaut (Abb. 30).

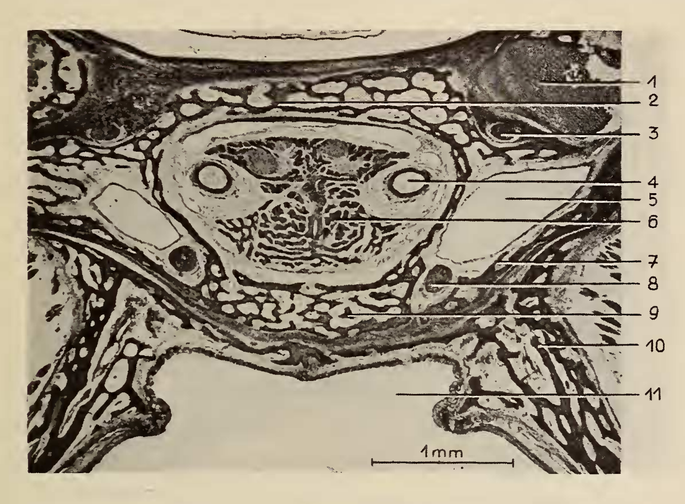


Abb. 30.

Praesphenoid von *Crocodylus cataphractus*.
Querschnitt durch den von der Crista sellaris überdachten caudalen Teil der Hypophysengrube

1. Pila antotica.
2. Crista sellaris.
3. N. abducens.
4. Arteria carotis interna.
5. Anlage des Canalis anterior.
6. Hypophyse.
7. Processus infrapolaris.
8. N. palatinus.
9. Parasphenoid.
10. Pterygoid.
11. Pharynxraum.

Ohne Kenntnis der jüngeren Stadien ist diese Region kaum zu interpretieren. Die Crista sellaris des Stadiums 12 überhängt die Hypophysengrube stark; es dürfte diese Lage mit der Winkelvergrösserung zwischen Rostrum- und Basisachse zustandekommen (Abb. 25 C). Auf diese Weise wird die Crista den Polknorpeln genähert und verwächst im Verlaufe der Verknöcherung mit ihnen; das mag der Grund sein, weshalb Kesteven (1957 Abb. 8) die Crista sellaris und einen weiteren Abschnitt der Basalplatte zum Praesphenoid rechnet. Hypophyse und A. carotis interna scheinen auf diese Weise in eine Knochenkapsel eingeschlossen. In Wirklichkeit ist nur eine nach rostral offene Grube entstanden. Seitlich

in der Abbildung ist das Laterosphenoid in seinem ventralen Abschnitt mit dem in den Abducens-Kanal eingeschlossenen N.VI zu sehen. Das ventral von ihm liegende Diverticulum stellt einen Ausläufer des Canalis anterior dar. Dasselbe Diverticulum pneumatisiert in Abb. 29 die Polknorpel.

3. *Das Problem des Basitemporale von Crocodylus*

Das Basitemporale der Reptilia entsteht unterhalb der primordialen Basalplatte und rostral deren Pars cochlearis. Es schliesst zwischen sich und der Ohrkapsel die A. carotis interna und den N. palatinus ein und bildet auf diese Weise den Boden eines Canalis parabasalis. Gaupp (1910) verwendet infolgedessen für das Basitemporale auch den Ausdruck Parabasale.

Über das Vorkommen eines Basitemporale bei den Reptilien im allgemeinen sind die Autoren verschiedener Ansicht. Gaupp (1905) bemerkt, dass ein Parasphenoid (gemeint als Einheit von rostralem Abschnitt und lateralen Flügeln) bei den Reptilien vorhanden sei, dass es aber seine Selbständigkeit früh aufgebe und mit dem Basisphenoid verschmelze. Stadtmüller (1936 p. 641) ist der Meinung, das Basitemporale sei bei den Amniota nur noch als Rudiment vorhanden.

Für die Krokodile beschrieb Parker (1883) paarige, hautknöcherne Basitemporalia. Auch Shino (1914) rechnet das Element zu den Hautknochen und macht auf dessen späte Entstehung aufmerksam. Sein Basitemporale ist leider in keiner einzigen Abbildung dokumentiert. Kesteven (1957) ist der Ansicht, ein Basitemporale sei bei *Crocodylus* überhaupt nicht vorhanden. Der Boden des Parabasal-Kanals entstehe nicht als basitemporaler Hautknochen.

Die eigenen Untersuchungen haben ergeben:

1. dass ein Basitemporale bei *Crocodylus* nicht existiert;
2. dass die an seiner Stelle vorhandene Ersatzverknöcherung mit dem Proc. infrapolaris zu identifizieren ist.

Entsprechend seiner typischen Lage caudoventral der Hypophyse und lateroventral der Schädelbasis, suchte ich ein Basitemporale in dieser Gegend. Nachdem Shino (1914) berichtet hatte, das Basitemporale entstehe erst in ziemlich späten Stadien als eine dünne Knochenplatte, prüfte ich vor allem die Stadien 9—12 auf

seine Existenz und Entwicklung. Stadium 9 zeigt, wie früher erwähnt, Anfänge eines rostralen Parasphenoids, welches das Hypophysenfenster von ventral zu schliessen beginnt. In Stadium 10 ist das rostrale Parasphenoid gut entwickelt und reicht, das Hypophysenfenster auf diese Weise zu schliessen beginnend, von Trabekel zu Trabekel. Ein Basitemporale ist nicht vorhanden. Einige Schnitte weiter caudal (Abb. 31) beobachtete ich jedoch

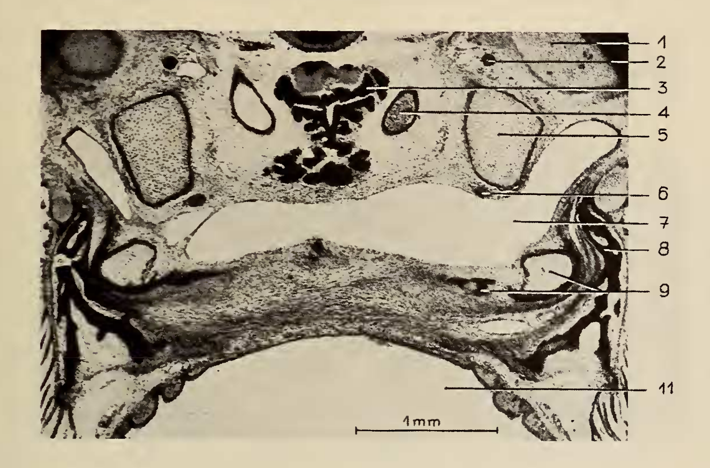


Abb. 31.

Processus infrapolaris von *Crocodylus cataphractus* Cuv. Querschnitt durch den caudalen Abschnitt der Hypophysengrube von Stadium 10.

1. Pila antotica.
2. N. abducens.
3. Hypophyse.
4. Arteria carotis interna.
5. Polknorpel.
6. N. palatinus.
7. Anlage des Canalis anterior.
8. Pterygoid.
9. Processus infrapolaris.
11. Pharynxraum.

ein Knorpelelement, das mit den ersten Knorpelelementen des Schädels überhaupt eine Ersatzverknöcherung aufweist: den Proc. infrapolaris. Die Lagebeziehungen zwischen Schädelbasis, A. carotis interna und N. palatinus, sowie die topograpischen Zusammenhänge mit dem Canalis anterior lassen eindeutig erkennen, dass der verknöcherte Proc. infrapolaris von *Crocodylus* das darstellt, was Parker und Shino als Basitemporale beschrieben haben.

Der bereits perichondral verknöchernde Proc. infrapolaris des Stadiums 10 (Abb. 31) liegt dorsal des Pterygoids und mit ihm zusammen dorsal des Pharynxraumes. Über dem Fortsatz ist die

ausgedehnte Anlage des Canalis anterior zu sehen; sie besetzt das Gebiet zwischen Proc. infrapolaris und Polknorpel. Von ihr dorsal zieht der quer durchschnittene N. palatinus rostrad. Die Hypophyse ist in ihrem hintersten Abschnitt getroffen. Durch das Fenster zwischen Polknorpel und Laterosphenoid verlässt der N.VI den Hirnraum.

Die rostrocaudade Ausdehnung des Proc. infrapolaris und seine Funktion als Boden eines Parabasalkanals kann im folgenden Sagittalschnitt der Abb. 32 besser gesehen werden. Der Schnitt führt seitlich durch den Kopf, so dass eine der lateralen Nebenhöhlen der Nase, der Recessus extraconchalis getroffen wurde.

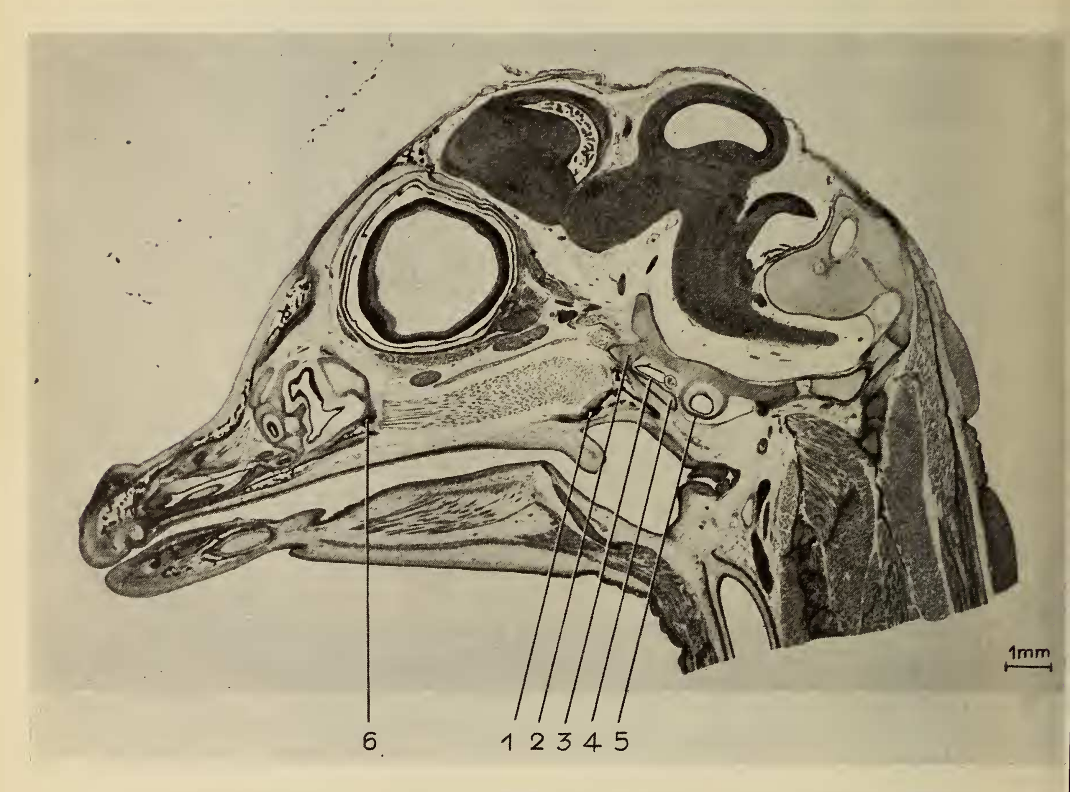


Abb. 32.

Canalis parabasalis von *Crocodylus cataphractus* Cuv. paramedialer Sagittalschnitt von Stadium 10.

1. Pterygoid.
2. Polknorpel.
3. Canalis parabasalis.
4. Processus infrapolaris.
5. Pars cochlearis der Basalplatte.
6. Lateraler Vomerabschnitt.

Der Proc. infrapolaris entspringt ventral am Polknorpel und wächst caudad aus, bis er die Pars cochlearis der Basalplatte erreicht. Dadurch entsteht zwischen dem Fortsatz und dem rostralen Basalplattenabschnitt, adult das Basisphenoid darstellend, ein Hohlraum, der die für einen Canalis parabasalis typischen Elemente einschliesst: N. palatinus, A. carotis interna und, nur für *Crocodylus* charakteristisch, die Anlage des C. anterior. Der rostralen Fläche des Proc. infrapolaris läuft die caudale des Pterygoid parallel. Diese Lageverhältnisse sind im adulten Schädel noch deutlicher realisiert (Abb. 26). Aus der Kombination beider Schnitte ist die Gestalt des Fortsatzes als relativ dünne Platte zu erfassen.

Eine Verwechslung zwischen dem hautknöchernen, selbständigen Basitemporale und dem ersatzknöchernen, ventral des Polknorpels entspringenden Proc. infrapolaris konnte bisher aus folgenden Gründen unterlaufen:

- bei makroskopischer Arbeitsweise ist eine Unterscheidung von Haut- und Ersatzknochen unsicher;
- werden Einzelstadien mikroskopisch untersucht, so ist ein Irrtum deshalb leicht möglich, weil der Proc. infrapolaris am Ende der Verknöcherung infolge seiner geringen ventrodorsaden Ausdehnung einer Hautverknöcherung gleichsieht. Zur Erfassung seiner ersatzknöchernen Natur ist eine möglichst grosse Reihe aufeinanderfolgender Stadien unerlässlich.

  In seinem caudalsten Abschnitt bleiben allerdings bis zu einer Kopflänge von 30 mm Knorpelreste erhalten, sodass man auf seinen Charakter als Ersatzverknöcherung noch spät aufmerksam werden kann. Aber eine sichere Identifizierung ist auch dann nur möglich, wenn die früheren Stadien genau bekannt sind. So hat Kesteven (1957) die ersatzknöcherne Natur des Elementes an einem schlüpfreifen *Crocodylus porosus* zwar noch erkannt; da ihm als zweites Stadium nur ein Individuum von 10 mm Kopflänge zur Verfügung stand, war eine Identifikation mit dem Proc. infrapolaris unmöglich.

Weil nach Kestevens Meinung *Crocodylus* nur Reste eines Basitemporale hat, vertrat er bereits 1919, hierauf 1940 und 1957

die Ansicht, die Basitemporalia der Amphibien würden bei *Crocodylus* und den übrigen Reptilien durch das Pterygoid vertreten: das Reptil- Pterygoid sei homolog dem Amphibien-Parasphenoid (für KESTEVENS Verwendung der Termini darf auf Ste. 222 verwiesen werden).

Eine umfassende Prüfung dieser Homologiefrage konnte nicht Aufgabe dieser Arbeit sein. Für *Crocodylus* gilt folgendes. Das Krokodil-Pterygoid ist ein nach Entstehung und Lage echtes Pterygoid; es ist dem gleichnamigen Element der Amphibien homolog. Die Stelle des nicht vorhandenen Basitemporale wird nicht vom Pterygoid, sondern vom Proc. infrapolaris eingenommen. Ob dieser dem Basitemporale homolog sei, ist eine Frage der Definition. Gelten als Homologiekriterien nur die Lageverhältnisse zu andern Skelett-Elementen, zu Nerven und Blutgefässen, nicht aber seine Genese als haut- resp. ersatzknöcherne Anlage, dann ist der Proc. infrapolaris homolog dem Basitemporale. Fordert man hingegen, dass zu der Entsprechung der Lage im Typusbild auch eine Entsprechung der Genese kommt, so wird die Homologie hinfällig.

Der spätembryonale Proc. infrapolaris soll anhand eines Querschnittes durch die caudale Hypophysengrube vorgestellt werden (Abb. 33). Der Fortsatz liegt dorsal vom Pterygoid und von ihm durch eine breite Bindegewebsschicht getrennt. Medial ist der caudalste Hypophysenabschnitt, lateral die A. carotis interna zu sehen. Ausserhalb der knöchernen Grube sind der N. palatinus und als grosser luftgefüllter Raum der seitliche Abschnitt des Canalis anterior durchschnitten worden.

Damit liegen Verhältnisse vor, die für GAUPPS (1905) Homologisierung des Säugerpterygoids mit dem Reptilien-Basitemporale eine günstige Voraussetzung bieten. Die Entstehung des Säugerpterygoids aus einem ventralen, den Rest des Reptilpterygoids darstellenden Element und einem dorsalen, das Basitemporale der Reptilien repräsentierenden Abschnitt ist mit Hilfe des Proc. infrapolaris seines ersatzknöchernen Charakters wegen besser zu begründen. Auch darauf kann im Rahmen dieser Arbeit nicht näher eingegangen werden.

Der Proc. infrapolaris wird in den meisten Abbildungen des Crocodilier-Schädels zum Basisphenoid gerechnet und so beschriftet. Die Einsichten in die embryonalen Verhältnisse machen eine

Umbenennung notwendig. Des morphogenetischen Zusammenhangs mit dem Praesphenoid wegen wird der Proc. infrapolaris im adulten Cranium als ventrales Praesphenoid bezeichnet.

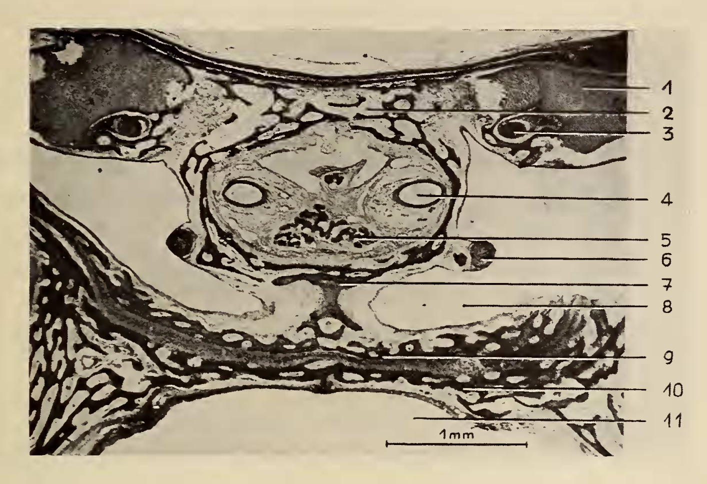


Abb. 33.

Processus infrapolaris; Querschnitt durch den caudalsten Abschnitt der Hypophysengrube von Stadium 12.

1. Laterosphenoid.
2. Crista sellaris.
3. N. abducens.
4. Arteria carotis int.
5. Hypophyse.
6. N. palatinus.
7. Parasphenoid.
8. Canalis anterior.
9. Proc. infrapolaris.
10. Pterygoid.
11. Pharynx.

ZUSAMMENFASSUNG

I. Hinsichtlich der embryonalen Knochenentwicklung von *Crocodylus* ist festzustellen:

1. Die Deckknochenentwicklung setzt ein, wenn das Chondrocranium nahezu in allen Teilen entwickelt ist.

2. Zum Hautknocheninventar gehört ein rudimentäres Parasphenoid. Da bei fossilen Krokodilen ein gut entwickeltes Parasphenoid vorhanden ist, steht fest, dass das Element einen Rückbildungsprozess durchlaufen hat. *Crocodylus* besitzt kein hautknöchernes Basitemporale.

3. Die perichondrale Verknöcherung beginnt zum Zeitpunkt, da alle Deckknochenanlagen vorhanden sind.

4. Wenig später setzen die Pneumatisierung des Chondrocraniums und gleichzeitig die enchondrale Verknöcherung ein:

   die Pneumatisierung läuft der enchondralen Verknöcherung synchron;

   sie erfolgt bei *Crocodylus* embryonal von der Eustachischen Röhre und von der Paukenhöhle aus;

   spätembryonal sind folgende Elemente in den Pneumatisierungsprozess einbezogen: Basisphenoid, Basioccipitale, Proc. infrapolaris, Trabekel und Polknorpel, Laterosphenoid, Exoccipitale, (Quadratum), (Articulare).

II. Der Vergleich des embryonalen mit dem adulten Cranium ergibt:

1. Ein Teil der embryonalen Formänderungen wird postembryonal weitergeführt: das positiv allometrische Wachstum der Ethmoidalregion und die ventrade Verlängerung der Basiselemente.

2. Über die Verknöcherung im gesamten gilt:

   Es werden nicht alle Teile des chondralen Neurocraniums in den Verknöcherungsprozess einbezogen. Die Ethmoidal- und Orbitalregion des mazerierten Schädels besteht ausschliesslich aus Deckknochen.

   In der Temporal- und Occipitalregion hingegen werden alle Elemente des Chondrocraniums durch Ersatzknochen vertreten.

   Die Ersatzknochenabgrenzung erfolgt im allgemeinen nicht nach den im Chondrocranium gegebenen Knorpeleinheiten.

3. Feststellungen bezüglich einzelner Knochenelemente:

   Pro-, Epi- und Opisthoticum stellen weder im embryonalen noch im adulten Schädel morphogenetische Einheiten dar.

   Die dorsale Begrenzung des Foramen magnum geschieht spätembryonal durch das verknöcherte Tectum synoticum, d.i. das spätere Supraoccipitale.

Der Condylus occipitalis entsteht ausschliesslich aus dem Basioccipitale.

Das Parasphenoid ist im adulten Schädel nicht mehr als abgrenzbare Einheit vorhanden. Es wird mit andern Elementen ins Praesphenoid eingeschmolzen.

Der Vomer bildet bei *Crocodylus* embryonal und adult nur den rostralsten Abschnitt des Ductusseptum und -daches.

Das Pterygoid kann dem Basitemporale der Amphibien nicht homolog sein. Es weist in seiner Genese und in seinen Beziehungen zu andern Schädelelementen die einem Pterygoid zukommenden Charakteristika auf.

Crocodylus hat kein Basitemporale. Seine Stelle wird vom ersatzknöchernen Proc. infrapolaris eingenommen. Dieser wird im adulten Schädel als ventrales Praesphenoid bezeichnet.

4. Der Gehirnraum wird embryonal und adult von denselben Schädelelementen gebildet.

5. Die Nervenöffnungen erster Ordnung gehen deshalb ohne wichtige Verschiebungen in jene zweiter Ordnung über.

DISKUSSION DER GESAMTERGEBNISSE

Seit die vergleichende morphologische Forschung eine Wissenschaft ist, sucht sie auch embryologische Gegebenheiten zur Bestimmung von Verwandtschaftsverhältnissen auszuwerten. Noch bevor die Evolutionstheorie ihre heutige Geltung hatte, haben Embryologen wie K.E. von Baer, J.F. Meckel und andere den möglichen Wert ontogenetischer Studien als Modelle für Stufen der Evolution erkannt. So ist auch unsere Untersuchung in der Absicht entstanden, typologische Befunde in einem engeren Verwandtschaftskreis mit embryologischen Tatsachen zu vergleichen. Es drängt sich so am Schlusse dieser Arbeit auf, mit Vorsicht diejenigen Folgerungen zu ziehen, die für vergleichende Morphologie, Stammesgeschichte und Systematik eine Bedeutung haben könnten.

Es sei zuerst die Stellung der Crocodilia innerhalb der Amnioten geprüft.

Vergleicht man die Chondrocranien der Amnioten, so zeigt sich, dass die Crocodilier eine beachtliche Anzahl von Merkmalen mit den Vögeln gemeinsam haben. Die im folgenden aufgezählten Ähnlichkeiten zwischen *Crocodylus*- und Vogelembryonen stellen zugleich Unterschiede gegenüber Reptilien und Säugern dar:

1. Eine allgemeine Ähnlichkeit der frühembryonalen Primordialcranien hinsichtlich zeitlicher Aufeinanderfolge und Lage der Elemente;
2. Besitz einer gut entwickelten Pila antotica und Fehlen eines Proc. ascendens quadrati;
3. Übereinstimmende Lage der Nervenöffnungen;
4. Ventraler Abschluss des Recessus scalae tympani durch einen Proc. subcapsularis.

Die Hauptunterschiede zwischen *Crocodylus* und Vögeln betreffen:

1. Die Reduktion der Hirnschalenelemente bei den Vögeln im Zusammenhang mit der viel intensiveren Gehirnentwicklung;
2. Die Reduktion des Materials der chondrocranialen Elemente bei den Vögeln;
3. Die Ausbildung resp. Nichtausbildung von Strukturen, welche die Grundlage der kinetischen Schädelorganisation darstellen.

Weitere Ähnlichkeiten zwischen Krokodilen und Vögeln sind in der Ausbildung des intertympanalen und pneumatischen Systems vorhanden. Deren Abschnitte entstehen in folgender zeitlicher Sukzession:

Crocodylus (nach Tab. 12)	*Struthio* (*nach* Simonetta 1956)
1. Ductus pneumaticus	1. Vestibulum tubarum
2. Vorderes Tubendivertikel	2. Vorderes Tubendivertikel
3. Vestibulum tubarum	Ductus pneumaticus

TABELLE 12 *Übersicht über die embryonalen Entwicklungsprozesse von* Crocodylus cataphractus: *1—12 eigene Stadienbezeichnung, 53—63 Stadienbezeichnung n.* VOELTZKOW, *Zeitabstand zwischen zwei* VOELTZKOW-*Stadien: 1 Woche*

1	2		3 4	5 7 8	9	10	11	12	
53	55	56	58	59	60	61	62	63	n. VOELTZKOW
			Paarige sekundäre Choanen						
				Paarige tertiäre Choanen					
				Unpaare tertiäre Choane					
				Choane caudal der Palatina					
					Choane innerhalb der Pterygoidea				
			2 laterale Eustach. Öffnungen			Tubenvorhof; 1 mediane Eustach. Öffnung			
			Einfache Eustach. Röhre		Divertikelbildung		Anlage des Canalis anterior vorhanden		Anlage des Can. posterior
			Einfaches Cavum tympani					Divertikel des Cavum tympani	Antrum mastoideum
				Ductus pneumaticum					
				Positiv allometrisches Schnauzenwachstum					
				Hebung der Schnauze					
Entwicklung des Chondrocraniums									
				Deckknochen-Entwicklung					
						Ersatzknochen-Entwicklung			
								Pneumatisierung	

4. Hinteres Pharynxdivertikel, Anlage des Canalis anterior durch Verschmelzung der vordern Tubendivertikel	Hinteres Pharynx divertikel
5. Caudales Tubendivertikel	
6 Antrum mastoideum und andere der Pneumatisierung dienende Divertikel	

Das Studium der Ontogenese ergibt also, dass die Formverwandtschaft von Crocodiliern und Vögeln eine engere ist, als jene zwischen Crocodiliern und übrigen Reptilien. Dieser Befund ist ein Hinweis auf eine frühe Trennung der Archosaurier von den Lepidosauriern; sie wird von Kuhn (1963) auf Grund paläontologischer Fakten vermutet.

Die Entstehung des häutigen Ductus nasopharyngeus, des sekundären Gaumens und des knöchernen Ductus scheint gegenüber andern Tetrapoden von Anfang an in spezifischer Weise zu erfolgen. Gaumen und Ductus nasopharyngeus der Crocodilia sind gegenüber den gleichbenannten Strukturen der Mammalia als Konvergenzbildungen zu interpretieren.

Welche stammesgeschichtlichen Trends spiegeln sich in der Ontogenese?

Die phylogenetische Verlängerung des Ductus nasopharyngeus und die gleichzeitige caudade Choanenverschiebung, wie sie von Kaelin (1955) beschrieben wurde, hat ihre ontogenetische Parallele. Die Choanen werden dabei aus der für die Mesosuchia typischen Lage caudal der Palatina an den für die Eusuchia charakteristischen Platz innerhalb der Pterygoidea verschoben (Tab. 12). Jedoch entsteht der für die Verlagerung verantwortliche Ductus nasopharyngeus nicht in einsinniger rostrocaudaler Richtung, sondern sowohl von einer rostralen als von einer caudalen Anlage aus.

Als weiteren stammesgeschichtlichen Trend führt Kaelin das ventrade Auswachsen der Schädelbasiselemente an. Auch diese morphologische Ausgestaltung ist in der Individualentwicklung von *Crocodylus* zu beobachten.

Das Ergebnis sowohl der Differenzierung des intertympanalen Systems wie auch jener der Ductusverlängerung ist in den drei rezenten Crocodilier- Gruppen verschieden.

Wir vergleichen Verlängerung des Ductus und der Basiselemente von *Crocodylus niloticus* LAUR., *Alligator mississip.* DAUD. und *Gavialis gangeticus* GMELIN, wobei für die Auswahl dieser drei Vertreter das zur Verfügung stehende Material massgebend war.

Die Verlängerung des Ductus nasopharyngeus ist bei Crocodylus am stärksten (Abb. 15). Der knöcherne Nasenrachengang liegt adult nicht nur ventral des Basisphenoid, sondern unterwächst z.T. das Basioccipitale.

Bei *Alligator* (D) hat der Ductus das Basisphenoid nicht vollständig unterwachsen; die Choane liegt deshalb erst im basisphenoidalen Bereich. Dieser Formzustand ist dem spätembryonalen von *Crocodylus* (B) ähnlich.

Bei *Gavialis gangeticus* GMELIN (E) hat der Ductus das Basioccipitale eben zu unterwachsen begonnen; die Choane liegt fast ausschliesslich ventral des Basisphenoid. Es ist eine Formstufe erreicht, die zwischen der von *Alligator* und *Croc. vulgaris* liegt.

Durch die Verlängerung der Basiselemente entsteht ein ventrad gerichteter Canalis medialis (C-E). Seine Länge kann im Sagittalschnitt als Abstand zwischen der rostralen und caudalen Ventralfläche des Basioccipitale bestimmt werden. Der Längenvergleich ergibt: *Alligator* steht dem embryonalen Formzustand, *Gavialis* der adulten Ausgestaltung von *Crocodylus* näher.

Werden die besprochenen Abweichungen vom embryonal bei *Crocodylus* verwirklichten Zustand so in ein Koordinatensystem eingetragen, dass die Abszisse die morphologische Differenz (Differenz der zur Schädelbasis berechneten Indices), die Ordinate die Zeit darstellt, ergibt sich die in Abb. 34 gegebene Darstellung:

Für Ductus- (A) und Basisdifferenzierung (B) ist eine einheitliche Stufung vorhanden, in beiden Fällen ist die morphologische Differenz zwischen *Gavialis* und *Crocodylus* kleiner als jene zwischen *Alligator* und *Crocodylus*.

Diese Unterschiede verlangen nach einer Konfrontierung mit der Systematik der rezenten Crocodilia.

Die von KAELIN 1931 vorgeschlagene, 1933 und 1955 durchgeführte systematische Gliederung der rezenten Formen innerhalb aller Crocodilia ist folgende: die Unterordnung der Eusuchia zählt

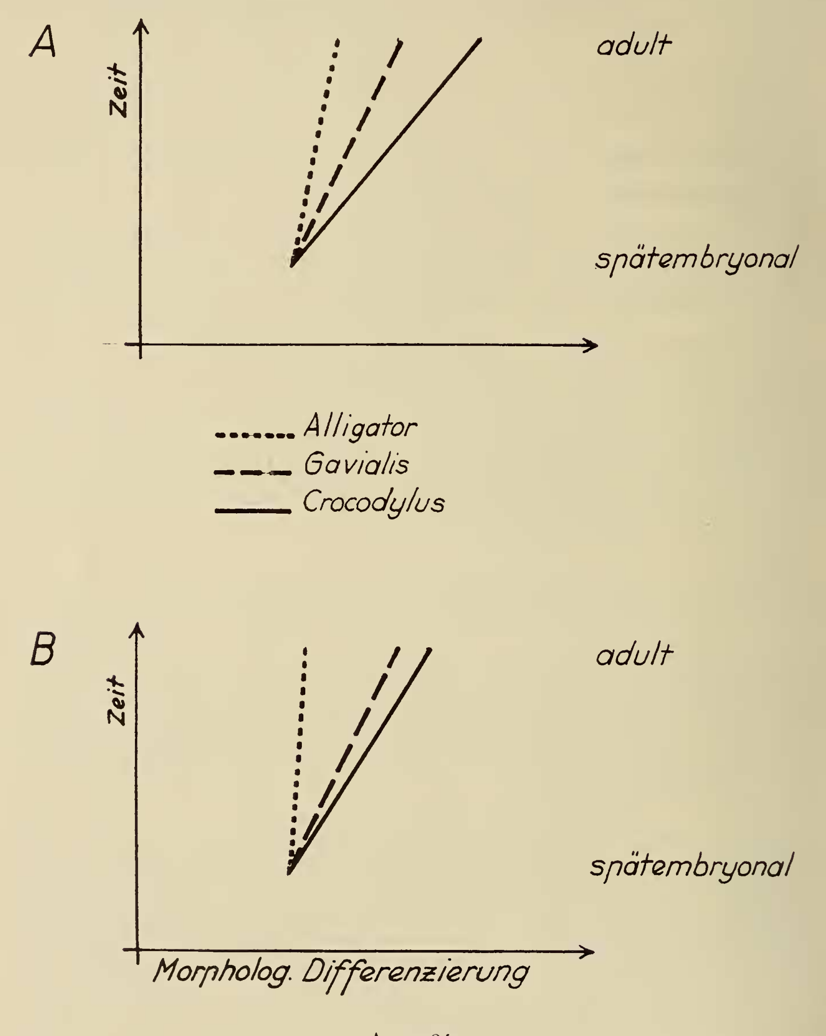


ABB. 34.

Differenzierung des Ductus nasopharyngeus A und des Canalis medialis der Schädelbasis B bei *Crocodylus niloticus* Laur., *Gavialis gangeticus* Gmelin und *Alligator miss.* Daud.

neben drei Familien mit fossilen zwei Familien mit rezenten Vertretern, nämlich

Fam. Gavialidae

Fam. Crocodilidae
1. UF: Tomistominae
2. UF: Crocodilinae
3. UF: Alligatorinae.

Wermuth (1953) und andere vertreten die Auffassung, die Alligatoren seien als selbständige Familie zu betrachten. Diese und andere offene Fragen werden Kaelin veranlasst haben, das systematische Problem nochmals zu prüfen und es nicht nur typologisch, sondern auch ontogenetisch anzugehen. Diese Absicht mag bei der Anregung der vorliegenden Untersuchung zum mindesten mitbeteiligt gewesen sein. Die Diskussion ist durch den vorzeitigen Tod meines Lehrers nun abgebrochen. Nur mit Zurückhaltung sei auf Grund der die Kopfentwicklung betreffenden ontogenetischen Befunde darauf hingewiesen, dass die Zusammenfassung der Alligatoren und Crocodilinae in eine einzige Familie der Crocodilidae und die gleichzeitige Absonderung der Gavialidae nicht bestätigt wird.

ZUSAMMENFASSUNG

Zur Überprüfung phylogenetischer Ergebnisse wurde entsprechend den fossil erhaltenen Strukturen die Ontogenese des Ductus nasopharyngeus, des sekundären Gaumens und des Neurocraniums studiert.

Die Entwicklung des Munddachs und der Mundhöhle erfolgt in einer von den Säugern abweichenden Weise: der Krokodilgaumen ist von Anfang an ein sekundärer, Gaumen und Ductus sind Konvergenzbildungen. Der Ductus wird von der sekundären Mundhöhle rostrocaudal fortschreitend abgegliedert und mündet in einer unpaaren Choane in den Pharynx. Die damit gegebene Choanenverschiebung stellt eine Parallele zur phylogenetischen Verlagerung dar: die für die Mesosuchia charakteristische Lage wird frühembryonal, die Situation der Eusuchia spätembryonal realisiert. Die Ontogenese des Neurocraniums, sowie die Bildung und Organi-

sation des intertympanalen und pneumatischen Höhlensystems deckt Ähnlichkeiten mit den Vögeln auf. Diese morphologischen Gemeinsamkeiten sondern die Crocodilia gleichzeitig von den Reptilien und den Säugern. Das spricht für eine von den Paläontologen vermutete frühe Trennung der Archosauria von den Lepidosauria.

Da die Entwicklung des Chondrocraniums der Frühstadien noch weitgehend unbekannt ist, wurde ihr besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

RÉSUMÉ

Pour vérifier les résultats phylogénétiques nous avons étudié l'ontogenèse du canal nasopharyngien, du palais secondaire et du neurocrâne en les comparant aux structures fossiles.

Le mode de développement du palais et de la cavité buccale présente une déviation par rapport à celui des Mammifères: le palais du crocodile est dès le début un palais secondaire; palais et canal nasopharyngien sont des formations convergentes. Le canal n. ph. se détache progressivement de la cavité buccale dans le sens rostrocaudal et débouche par une choane impaire dans le pharynx. Le déplacement consécutif de la choane correspond à celui constaté dans les formes fossiles: la position caractéristique trouvée chez les Mésosuchiens se réalise à un stade embryonnaire précoce, la situation chez les Eusuchiens à un stade plus avancé. L'ontogenèse du neurocrâne ainsi que la formation et l'organisation du système intertympanique et pneumatique révèle des ressemblances avec celui des oiseaux, et éloigne les Crocodiliens des Reptiles et des Mammifères. Ce fait confirme une séparation ancienne suggérée par les paléontologues, des Archosauriens et des Lépidosauriens.

Comme le développement du neurocrâne des stades précoces est encore peu connu nous lui avons voué une attention particulière.

SUMMARY

The ontogenesis of the secondary palate, the nasopharyngeal duct and the neurocranium was studied in order to verify the phylogenetic results based on the fossil record.

The mode of development of the palate and of the buccal cavity presents a deviation in comparison with that of Mammals: the palate of the crocodile is a secondary one from the very beginning; the palate and the nasopharyngeal duct are convergent formations. The duct detaches itself progressively from the buccal cavity in a rostrocaudal direction and opens into the pharynx by a single choana. The consecutive deplacement of the choana corresponds to the one found in the fossil forms: the characteristic position found in the Mesosuchians is realized at an early embryonic stage, the situation of the Eusuchians at a posterior stage. The ontogenesis of the intertympanic and the pneumatic system reveals similitudes with that of birds and at the same time separates Crocodiles of Reptiles and Mammals. This fact confirms an ancient separation of the Archosaurians from the Lepidosaurians supposed by the paleontologists. Because the development of the neurocranium at the earliest stages is not well known this study given it a particular attention.

LITERATURVERZEICHNIS

Adam, H. und G. Czihak. 1964. *Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie.* Stuttgart.

Alcobe, S. 1959. *Das Verhältnis von Ontogenese und Phylogenese.* Naturw. Theol. München 2: 90-117.

Allison, A.C. 1953. *The morphology of the olfactory system in vertebrates.* Biol. Rev. 28: 195-244.

Barge, J. 1937. *Mundhöhlendach und Gaumen.* Hdb. vergl. Anat. III: 29-47.

Bargmann, W. 1962. *Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen.* Stuttgart.

Beer, G.R. de. 1937. *The development of the vertebrate skull.* London.

Bellairs, A. d'A. 1949. *Observations on the snout of Varanus and a comparison with that of other lizards and snakes.* J. Anat. 83: 116-146.

Beneden, E. van. 1882. *Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx.* Arch. Biol. 3: 497-560.

Bertau, M. 1935. *Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans der Krokodile.* Z. Anat. Ent. Gesch. 104: 168-202.

Buddenbrock, W. von. 1952. *Sinnesphysiologie.* Basel.

Burlet, H.M. de. 1934. *Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs.* Hdb. vergl. Anat. II: 1293-1431.

Brock, G.T. 1937. *The morphology of the Ostrich chondrocranium.* Proc. zool. Soc. 107: 235.

Brühl, C.B. 1862. *Das Skelet der Krokodilinen.* Wien.

Campenhout, E. van. 1950. *Observations préliminaires au cours de l'histogenèse du Crocodile.* Bull. Acad. Belg. Sci. 15: 477-488.

Clara, M. 1949. *Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Heidelberg.

Colbert, E.H. 1946. *The Eustachian tubes in the Crocodilia.* Copeia 1: 12-14.

Erdmann, K. 1939. *Zur Entwicklungsgeschichte der Knochen im Schädel des Huhnes bis zum Zeitpunkt des Ausschlüpfens aus dem Ei.* Z. Morph. Oekol. Tiere. 36: 315.

Fleischmann, A. 1910. *Über den Begriff Gaumen.* Morph. Jb. 41: 681-707.

Fuchs, H. 1907. *Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildung bei den Wirbeltieren.* Z. Morph. Anat. 11: 153-248.

— 1910. *Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbes. der Reptilien und Säugetiere.* Anat. Anz. 36: 33-95.

Gaupp, E. 1902. *Über die Ala temporalis des Säugerschädels.* Anat. H. 19: 155-230.

— 1905. *Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel.* Anat. Anz. 27: 273-310.

— 1906. *Die Entwicklung des Kopfskelettes.* Hertwig O. Hdb. d. vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. III/2: 573-623.

— 1910. *Säugerpterygoid und Echidnapterygoid.* Anat. H. 42: 313-431.

Gegenbaur, C. 1865. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* Leipzig.

— 1898-1901. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* Leipzig.

Goodrich, E. 1930. *Studies on the structure and development of vertebrates.* London.

Grosser, O. und J. Tandler. 1909. *Normentafel z. Entw. geschichte von Vanellus cristatus.* Jena. 9.

Günther, K. 1962. *Systematik und Stammesgeschichte der Tiere.* Fortschritte der Zoologie. 14: 269-457.

Haller v. Hallerstein, V. 1934. *Kranialnerven.* Hdb. vergl. Anat. II: 541-683.

Haltenorth, T. 1963. *Säugetiere.* Hdb. d. Biologie. Konstanz. VI: 867-962.

Hasse, C. 1873. *Das Gehörorgan der Crocodile.* Anat. Stud. 17: 679-750.

Heberer, G. 1957. *Die Evolution der Organismen.* Stuttgart.

Hellmich, W. 1963. *Reptilia.* Hdb. d. Biologie. Konstanz. VI: 671-744.

Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.* Berlin.

Hertwig, O. 1901-1906. *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* Jena.

Hochstetter, F. 1891. *Über die Bildung der innern Nasengänge oder primitiven Choanen.* Verh. Anat. Ges. 5: 145-151.

Hoffstetter, R. 1955. *Thecodontia.* Traité de Paléont. Paris V: 665-694.

Holmgren, N. und E. Stensioe. 1936. *Kranium und Viszeralskelett: Akranier, Cyclostomen und Fische.* Hdb. vergl. Anat. IV: 233-291.

Huene, F. von. 1933. *Ein Versuch zur Stammesgeschichte der Krokodile.* Cbl. Min. Geol. Pal. Abt. BII.: 577-585.

Jarvik, E. 1960. *Théories de l'Evolution des Vertébrés.* Paris.

Jollie, M. 1962. *Chordate Morphology.* London.

Kaelin, J. 1931. *Über die Stellung der Gavialiden im System der Crocodilia.* Rev. suisse Zool. 38: 379-388.

— 1933. *Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodilidenschädels.* Zool. Jb. Anat. 57: 535-714.

— 1945. *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne und Typen.* Bull. Soc. Fribourgeoise Sci. Nat. 137: 5-31.

— 1955. *Crocodilia.* i. Traité de Paléontologie. Paris V: 695-784.

— 1959. *Über die Methoden der stammesgeschichtlichen Forschung.* Naturw. Theol. München 2: 65-88.

— 1961. *Votum zum Homologiebegriff.* Zool. Anz. 166: 435-437.

Keibel, F. 1893. *Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des obern Mundrandes bei Vertebraten.* Anat. Anz. 8: 473-487.

— und K. Abraham. 1900. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus). Normentafeln zur Entw. geschichte der Wirbeltiere.* Jena.

Keller, R. 1946. *Morphogenetische Untersuchungen am Skelett von Siredon mexicanus Shaw. mit besond. Berücksichtigung des Ossifikationsmodus beim neotenen Axolotl.* Rev. suisse Zool. 53: 329-426.

Kesteven, H.L. 1918. *The Pterygoids in Amphibia and Reptiles and the parasphenoid.* J. Anat. Cambr. 53: 223-240.

— 1940. *The osteogenesis of the base of the Saurian cranium and a search for the parasphenoid bone.* Proc. Linn. Soc. N.S.W. 65: 466.

— 1942. *The ossification of the avian chondrocranium, with special reference to that of the emu.* Proc. Linn. Soc. N.S.W. 67: 213.

— 1957. *On the development of the crocodilian skull.* Proc. Linn. Soc. N.S.W. 82: 117-124.

Kramer, G. und F. Medem. 1955. *Über wachstumsbedingte Proportionsänderungen bei Krokodilen.* Zool. Jb. Zool. Phys. 66: 62-74.

Krause, R. 1922. *Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere II: Vögel und Reptilien.* Berlin.

Kuhn, E. 1963. *Wege der Reptilien-Systematik.* Paläont. Z. 37, ½.

Ladewig, P. 1944. *Eine histologische Übersichts- und Bindegewebsfärbung.* Schweiz. med. Wschr. 74: 132.

Lakjer, T. 1927. *Studien über die Gaumenregion bei Sauriern im Vergleich mit Anamniern und primitiven Sauropsiden.* Zool. Jb. Anat. 49: 57-356.

Lang, Ch. 1954. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes von Melopsittacus undulatus.* Morph. Jb. 94: 336-390.

— 1956. *Das Cranium der Ratiten mit besonderer Berücksichtigung von Struthio camelus.* Z. wiss.Zool. 159: 165-224.

Lippert, H. 1961. *Zur Methodik der grafischen Darstellung spätembryonaler Entwicklungsvorgänge.* Anat. Anz. 109: 117-129.

Maillard, J. 1948. *Recherches embryologiques sur Catharacta skua Brünn.* Rev. suisse Zool. 55, Sl.: 1-114.

Marinelli, W. 1936*a*. *Kranium und Viszeralskelett: Allgemeine Probleme.* Hdb. vergl. Anat. IV: 207-231.

— 1936*b*. *Cranium und Viszeralskelett der Vögel.* Hdb. vergl. Anat. IV: 809-838.

Meek, A. 1911. *On the morphogenesis of the head of the crocodile.* J. Anat. Phys. 45: 357-377.

Mertens, R. und H. Wermuth. 1955. *Die rezenten Schildkröten, Krokodile und Brückenechsen.* Zoll. Jb. Syst. 83: 323-440.

Michel, K. 1957. *Die Mikrophotographie.* Wien.

Müller, F. 1965. *Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den Crocodilia.* Rev. suisse Zool. 72: 647-652.

Naef, A. 1934. *Die Gestalt als Begriff und Idee.* Hdb. vergl. Anat. I: 77-117.

Neumayer, L. 1914. *Zur Morphogenie des Centralnervensystems.* Wiss. Ergeb. 4: 437-508.

Oppel, A. 1897. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere.* Jena.

Owen, R. 1850. *On the communications between the cavity of the tympanum and the palate in the Crocodylia.* Phil. Tr. 140: 521-527.

Parker, W.K. 1866. *The development of the skull of Struthio.* Phil. Tr. 156: 113.

— 1869. *On the structure and development of the skull of the common fowl (Gallus domesticus).* Phil. Tr. 159.

— 1883. *On the structure and development of the skull of the Crocodilia.* Tr. zool. Soc. 11: 263-310.

Parsons, T.S. 1959. *Nasal anatomy and the phylogeny of Reptiles.* Evol. Lanc. Pa. 13: 175-187.

Peter, K. 1902. *Zur Bildung des primitiven Gaumens bei Menschen und Säugetieren.* Anat. Anz. 20: 545-552.

PETER, K. 1906*a*. *Die Entwicklung des Geruchsorgans und des Jacobsonschen Organs in der Reihe der Wirbeltiere*. Hdb. Hertwig O.II/2: 1-82.
— 1906*b*. *Die Methoden der Rekonstruktion*. Jena.
— 1949. *Die Beteiligung der Gesichtsfortsätze an der Bildung des primitiven Gaumens*. Anat. Anz. 97: 111-116.
PETERS, J.A. 1964. *Dictionary of Herpetology*. London 1964.
PIVETEAU, J. 1954. *Le problème du crâne*. Traité de Zool. Paris XII: 553-604.
— 1955*a*. *L'origine des Mammifères*. Traité de Zool. Paris XVII: 12-26.
— 1955*b*. *Origine et classification des Reptiles*. Traité de Paléont. Paris V: 332-375.
PLATE, L. 1922. *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre*. Jena.
POHLMANN, E. 1910. *Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes*. Morph. Jb. 41: 617-681.
PORTMANN, A. 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. suisse Zool. 49: 169-185.
— 1950. *Le Squelette*. Traité de Zool. Paris XV: 79-106.
— 1965. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. Basel.
RENSCH, B. 1954. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart.
ROMEIS, B. 1948. *Mikroskopische Technik*. München.
ROMER, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago.
— 1959. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Hamburg.
SCHENK, R. und G. KISTLER. 1960. *Mikrophotographie*. Basel.
SCHMIDT, K.P. und R.F. INGER. 1957. *Reptilien*. München.
SCHNEIDER, P. 1935. *Über die Primitiventwicklung der Nase in der Reihe der Wirbeltiere*. Z. Anat. Entw. Gesch. 104: 61-78.
SHINO, K. 1914. *Das Chondrocranium von Crocodylus porosus mit Berücksichtigung der Gehirnnerven und Kopfgefässe*. Anat. H. 50: 257-381.
SIMONETTA, A. 1956. *Organogenesi e significato del sistema intertimpanico dei Crocodilia*. Arch. ital. Anat. Embriol. 61: 335-372.
STADTMÜLLER, F. 1936*a*. *Kranium und Viszeralskelett der Stegocephalen und Amphibien*. Hdb. vergl. Anat. IV: 501-687.
— 1936*b*. *Kranium und Viszeralskelett der Säuger*. Hdb. vergl. Anat. IV: 839-993.
STARCK, D. 1955. *Embryologie*. Stuttgart.
THÄTER, K. 1910. *Das Munddach der Schlangen und Schildkröten*. Morph. Jb. 41: 471-518.
VERSLUYS, J. 1936. *Kranium und Viszeralskelett der Reptilien*. Hdb. vergl. Anat. IV: 699-805.
VOELTZKOW, A. 1902. *Biologie und Entwicklung der äusseren Körperform von Croc. madagascariensis*. Abh. Senckenb. Nat. Ges. 26: 163-178.

WATSON, D.M.S. 1918. *Notes on Mr. Kestevens paper on the pterygoids in Amphibia and Reptiles and the parasphenoid.* J. Anat. 53: 239-240.

WERMUTH, H. 1953. *Systematik der rezenten Krokodile.* Mitt. Zool. Mus. Berlin 29: 376-514.

WETTSTEIN, O. v. 1954. *Crocodilia.* Hdb. Zool. Berlin VII: 236-424.